

INDIVIDUELLE VARIABILITÄT DER ECHOORTUNG :
VERGLEICHENDE FREILANDUNTERSUCHUNGEN AN VIER
VESPERTILIONIDEN FLEDERMAUSARTEN KANADAS

MARTIN OBRIST

Disbui. München
1989





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554801_0055

INDIVIDUELLE VARIABILITÄT DER ECHOORTUNG:
VERGLEICHENDE FREILANDUNTERSUCHUNGEN AN VIER
VESPERTILIONIDEN FLEDERMAUSARTEN KANADAS

Dissertation
in der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Martin Karl Obrist
aus Zürich

München, Mai 1989

1. Gutachter: Prof. Dr. G. Neuweiler

2. Gutachter: Prof. Dr. G Schuller

Tag der mündlichen Prüfung: 28. 06. 1989

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. G. Neuweiler für die Überlassung des Themas und die Freiheit, mit der er mich dieses bearbeiten liess. Prof. Dr. M.B. Fenton, York University, North York, Ontario, danke ich für die grosszügige Bereitstellung von Ausrüstung und Transportmöglichkeiten in Kanada sowie für konstruktive Diskussionen bei der Entwicklung der Feldmethoden. Allen Mitgliedern der Arbeitsgruppen in München und Kanada bin ich dankbar für Hilfen bei der Arbeit sowie Diskussionen und moralische Unterstützungen in Zeiten mühsamen Vorwärtssommens.

Meiner Frau Christa gebührt ganz besonderer Dank für die tatkräftige Mitarbeit während der Datenaufnahmen im Feld. Ohne ihre Hilfe und das entgegengebrachte grosse Verständnis, auch für die verbrachten endlosen Nächte der Computeranalyse, wäre das Zustandekommen der Arbeit nicht möglich gewesen.

Diese Arbeit entstand im Rahmen des SFB 204 "Gehör", München.

Weitere Unterstützung gewährten ausserdem:

Roche Research Foundation Basel

Basler Stiftung für Biologische Forschung

Janggen-Pöhn Stiftung in St.Gallen

Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD).

Die Arbeit wurde von mir selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel durchgeführt.

Inhaltsverzeichnis

1	Verwendete Abkürzungen und Begriffe	1
2	Einleitung	3
2.1	Soziale Vokalisationen	3
2.2	Echoortung	4
2.3	Kommunikation und Echoortung	6
2.4	Variabilität von Echoortungsrufen	7
2.5	Fragestellung	10
2.6	Arbeitsablauf	11
3	Material und Methoden	12
3.1	Beschreibung der Habitatstrukturen	12
3.2	Beschreibung der Arten	19
3.3	Fang und Markierung der Tiere	25
3.4	Aufnahmen	27
3.5	Abspielexperimente	28
3.6	Lautanalyse	30
3.6.1	Hardwareanalyse	30
3.6.2	Softwareanalyse	33
3.6.3	Kalibrationen	37
3.7	Statistik	40
3.7.1	Signifikanzgrenzen	40
3.7.2	Verwendete statistische Tests	40
4	Resultate	43
4.1	Einführung	43
4.2	Gefangene und markierte Tiere	44
4.3	<i>Euderma maculatum</i>	45
4.3.1	Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase	45
4.3.2	Jagd- und Ortungsverhalten; Feeding Buzzes	49
4.3.3	Verhalten bei Begegnung zweier Tiere	53
4.3.4	Resultate der PB-Versuche	58
4.3.5	Verhaltensspezifische Signaleigenschaften	58
4.3.6	Individuenspezifische Signaleigenschaften	60
4.4	<i>Eptesicus fuscus</i>	61
4.4.1	Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase	61
4.4.2	Ortungsverhalten bei und nach Feeding Buzz	64
4.4.3	Verhaltensspezifische Signaleigenschaften	67
4.4.4	Individuenspezifische Signaleigenschaften	68
4.4.5	Variabilität der Sonagrammverläufe	71
4.4.6	Rufabstände (PD) bei Gruppenflug	77
4.5	<i>Lasiurus borealis</i>	80
4.5.1	Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase	80
4.5.2	Variabilität der Sonagrammverläufe	83
4.5.3	Abfolge von Rufmustern ("Flip-Plops")	85
4.5.4	Verhaltensspezifische Signaleigenschaften	88
4.5.5	Individuenspezifische Signaleigenschaften	93
4.5.6	Gebietsspezifische Signaleigenschaften	97
4.6	<i>Lasiurus cinereus</i>	99
4.6.1	Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase	99
4.6.2	Variabilität der Sonagrammverläufe	102
4.6.3	Ortungsverhalten bei und nach Feeding Buzz	104
4.6.4	Abfolgen von Rufmustern ("Flip-Plops")	106
4.6.5	Verhaltensspezifische Signaleigenschaften	111

4.6.6	Individuenspezifische Signaleigenschaften	116
4.6.7	Gebietsspezifische Signaleigenschaften	119
4.7	Attraktivität von Feeding Buzz der Arten der Gattung <i>Lasiurus</i>	123
4.8	Resultate der PB-Versuche mit Arten der Gattung <i>Lasiurus</i>	123
4.9	Vergleich der vier untersuchten Arten	126
4.9.1	Verhaltensänderungen von Einzelflug zu Gruppenflug	126
4.9.2	Eignung der Parameter für JAR	131
5	Diskussion der verwendeten Methoden	135
5.1	Verhaltensänderungen durch Beobachtereinflüsse	135
5.2	Charakteristika der Aufnahmeapparaturen	136
5.3	Richtcharakteristik der Lautaussendung	138
5.4	Schallpropagation und Ortungsreichweite	139
5.5	Charakteristika der Auswertapparaturen	141
5.6	Artefakte durch Dopplereffekte	143
5.7	Statistische Auswertung	146
6	Diskussion der Resultate	147
6.1	<i>Euderma maculatum</i>	147
6.1.1	Echoortungsrufe	147
6.1.2	Feeding Buzz	148
6.1.3	Harmonische Struktur der Echoortungslaute	149
6.1.4	Reaktion auf Artgenossen und PB von Rufen	150
6.2	<i>Eptesicus fuscus</i>	150
6.2.1	Echoortungsrufe	150
6.2.2	Jagdverhalten	151
6.2.3	Verhalten in Jagdgruppen	152
6.3	Gattung <i>Lasiurus</i>	152
6.3.1	Gemeinsamkeiten der untersuchten Arten	152
6.3.2	<i>Lasiurus borealis</i>	153
6.3.2.1	Echoortungsrufe	153
6.3.2.2	Verhalten in Jagdgruppen	153
6.3.2.3	Einfluss der Jagdplätze	155
6.3.3	<i>Lasiurus cinereus</i>	155
6.3.3.1	Echoortungsrufe	155
6.3.3.2	Reaktionen auf Artgenossen	156
6.3.3.3	Feeding Buzzes im Vergleich zu <i>Eptesicus fuscus</i>	157
6.3.3.4	Attraktivität von Feeding Buzzes	158
7	Allgemeine Diskussion	159
7.1	Ortungsrufe im Lichte der Signaltheorie	159
7.2	Interpretationen für Plip-Plops	163
7.3	Besondere Vokalisationen	165
7.4	Vergleich der vier Arten	166
7.5	Flexibilitätsstrategien in Gruppenjagd	170
7.6	Quantitativer Literaturvergleich der Variabilität	171
7.7	JAR oder Anpassung an Ortungsanforderungen?	174
7.8	Individuelle Unterscheidbarkeit und deren kausale Gründe	175
7.9	Adaptationen zur Echoerkennung	176
8	Zusammenfassung	180
9	Literaturverzeichnis	183

1 Verwendete Abkürzungen und Begriffe

Folgende Begriffe oder Abkürzungen werden vor allem in Tabellen und Graphiken, gelegentlich auch im Text, meist ohne nochmals erläutert zu werden, wiederholt verwendet:

Rufparameter:

- PRR, Pulsrepetitionsrate --> bezeichnet die Anzahl der Rufe die pro Sekunde ausgesendet werden [PRR 10 wären 10 Rufe pro Sekunde]. PPR entspricht dem Kehrwert von PD (vgl. Material und Methoden, Lautanalyse).
- FM --> frequenzmoduliert; mit frequenzmodulierten Lauten ordend. Bei FM-Signalen wird der Verlauf der Frequenz über die Zeit gelegentlich qualifiziert als steil oder flach.
- CF --> konstantfrequent; mit konstantfrequenten Lauten ordend.
- Harmonische --> Die Grundfrequenz eines Signales wird als die erste Harmonische bezeichnet.
- S/N --> Signal to noise ratio. Bezeichnet das Verhältnis der Energie im Signal zur Energie im Hintergrundrauschen. In der vorliegenden Arbeit wurde S/N nicht im Originalzeitsignal, sondern im Frequenzsignal (Sonagramm) errechnet.
- Sonagramm --> Darstellung des Frequenzverlaufes eines Signales über die Zeit. Als dritte Achse wird die Intensität hier mit Graustufen codiert (vgl. Abbildung 14a).

Verhalten:

Griffin et al. (1960) unterteilen das beobachtbare Ortungsverhalten der Fledermäuse beim Anflug auf ein Objekt in drei Abschnitte. Obschon oft fließende Übergänge des Verhaltens erkennbar sind und die einzelnen Abschnitte vielfach sehr variabel gestaltet werden (Schnitzler et al. 1987), ist eine solche Unterteilung zur Definition von generellen Anhaltspunkten sinnvoll. Die Einteilung wurde deshalb entsprechend übernommen:

- SP --> Suchphase (search phase, Griffin et al., 1960). Allgemeine Jagd- und Ortungsphase. Meist grossräumiges Absuchen nach Beuteinsekten.
- SC --> Search calls, Rufe der Suchphase.
- AP --> Annäherungsphase (approach phase, Griffin et al., 1960). Die Charakteristik der Echoortungslaute ändert sich in (art)typischer Weise, meist zu kürzeren und breitbandigeren Signalen. Der Zeitpunkt der Änderung kann anhaltungsweise als Moment des ersten Aufmerksamwerdens auf ein Zielobjektes interpretiert werden (z.B. Schnitzler et al., 1987).
- AC --> Approach calls, Rufe der Annäherungsphase.

- FB --> Final buzz. Griffin et al. (1960) prägte diesen lautmalerischen Begriff für die Endphase einer Fangsequenz. Diese Phase ist meist von der AP ebenfalls anhand der Lautparameter zu trennen. Die Signale werden in dieser Phase weiter verkürzt und folgen sich in kürzeren Zeitabständen. (Vergleiche Abbildung 27, die Phasen sind eingezeichnet!). Der Ausdruck Feeding Buzz wird im Text immer für das ganze, AP und FB einschliessende, Echoortungsverhalten verwendet werden, FB steht dagegen nur für die letzte (finale) Phase.
- FC --> Final calls, Rufe der Finalbuzzphase.
- IAB --> Interaktionsbuzz, von Leonard & Fenton (1982) für die Bezeichnung eines speziellen Verhaltens von *Euderm maculatum* verwendet. Erhöhung der PRR, mit begleitenden Änderungen anderer Rufparameter, bei der Begegnung zweier jagender Tiere.
- IABC --> Echoortungsrufe im Verlauf eines IAB's.
- JAR - Jamming avoidance response --> Adaptives Verhalten zu Verhinderung von Störungen des Echoortungssystems durch externe Einflüsse.
- PB --> Playback, Abspielexperimente. Signalsequenzen werden über Lautsprecher ab Tonband abgespielt und das Verhalten der Tiere als Reaktion darauf beobachtet.

Statistik:

- MW --> Mittelwert.
- SD --> Standardabweichung.
- CV --> Variationskoeffizient (vgl. Statistik)
- Einzelflug (single flight) --> Nur ein Tier ist während der Aufnahmen sichtbar und hörbar, oder ein zweites Tier ist weit ausserhalb dem Jagdbereich eines ersten Tieres sichtbar und die Intensität der Rufe der beiden Tiere differieren um mehr als 20 dB. Unter der Annahme, dass alle miteinander verglichenen Tiere im Mittel ähnlich laute Suchrufe aussenden, wurde die Rufintensität als Mass herangezogen, um eine Schätzung für den Abstand der Tiere von der Aufnahme-position zu erhalten. Da die Aufnahmerichtung zweier Tiere in allen ausgewerteten Fällen von Gruppenflügen identisch war, erscheint auch der Schluss auf den relativen Abstand der Tiere aus diesem Mass als legitim.
- Gruppenflug (group flight) --> zwei oder mehr Tiere sind sicht- und hörbar. Die Rufintensitäten differieren um weniger als 20 dB.
- Signifikant --> Alle in der vorliegenden Arbeit gemachten statistischen Aussagen schliessen eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,001$ resp. ein Sicherheits von 99,9% ein. Falls den Aussagen keine andere Werte zugrundeliegen, werden die Signifikanzschranken nicht mehr ausdrücklich erwähnt.

2 Einleitung

2.1 Soziale Vokalisationen

Die individuelle Erkennbarkeit der Sprechstimme bildet eine der Grundvoraussetzungen für das Funktionieren von menschlicher Kommunikation. Selbst unter so eingeschränkten Bedingungen wie bei der Verständigung über Telefon, welches die Grundfrequenzen der Sprache nicht überträgt (Bandbreite: 300-3600 Hz, Pressestelle Bundespost), fällt es uns in den allermeisten Fällen leicht einen Gesprächspartner innerhalb weniger Sekunden anhand von, hauptsächlich spektralen Eigenschaften zu identifizieren (Hertrich 1986). Der Mensch scheint als Teil des evolutiven Geschehens auf der Erde auch hinsichtlich seiner Fähigkeit, akustische Signale einem Individuum zuzuordnen zu können, kein Einzelfall darzustellen. Untersuchungen über die Variabilität und Erkennbarkeit von Vokalisationen anderer Vertebraten liegen vor allem im Zusammenhang mit der Aufzucht von Jungtieren vor. Erkennung der Jungtiere durch die Mutter und umgekehrt durch akustisch unterscheidbare Signale ist bei einer Vielzahl von Arten nachgewiesen. Hansen (1976) zeigte beispielsweise für Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), dass die Jungtiere ihre Mütter anhand der Laute wiedererkennen. Weibliche *Cercopithecus aethiops* sind in der Lage ihre Jungen anhand der Laute zu identifizieren. Zusätzlich weisen die Experimente von Cheney & Seyfarth (1980) darauf hin, dass auch von den Lautpräsentationen (Playbacks) nicht betroffene Tiere, anhand der Vokalisationen die Mutter erkennen, deren Tier "gerufen" hat. Dies ist ein Hinweis auf eindeutige individuelle Unterscheidung und auch Zuordnung von Lauten. Solche Fähigkeiten beschränken sich nicht nur auf Primaten. Sieber (1986) fand bei solitären Raubtieren (Waschbären, *Procion lotor*) individuell unterschiedliche Vokalisationen sowohl bei Muttertieren als auch bei ihren Jungtieren. Erkennbare Individualität von Rufsignaturen ist auch bei Vögeln, vor allem Arten, die in dichten Kolonien oder im Bereich von dichter Vegetation leben, weit verbreitet (Beer, 1970).

Entsprechende Untersuchungen wurden auch für einige Fledermausarten durchgeführt. Individuell unterschiedliche Strukturen der Lautäußerungen wurden bei Chiropteren bisher ebenfalls vor allem im Zusammenhang mit der Mutter-Kind Beziehung beschrieben. Mütter und Jungtiere der Arten *Myotis lucifugus* und *Eptesicus fuscus* kommunizieren mit Ultraschalllauten. Verlassene Junge äussern Isolationsrufe, aus denen Gould (1971) in verlangsamteten Tonbandaufnahmen individuelle Unterschiede heraushören kann. Turner et al. (1972) weisen die Erkennung von Jungtieren durch ihre Mütter bei *Myotis lucifugus* nach. Kolb (1977) erwähnt bei *Myotis myotis* Verlassenheitslaute der Jungtiere, welche die Mütter zu Kontaktaufnahme mit ihren Jungen veranlassen. In dem Versuch, Vokalisationen von *Tadarida brasiliensis mexicana* durch Vergleich ausgemessener Rufparameter dem richtigen Individuum zuzuordnen, haben Gelfand & MacCracken (1986) in 60% der Fälle Erfolg. Die Rufe zeigen offensichtlich individuelle Signaturen. Solcherart strukturierte soziale Vokalisationen finden sich auch bei *Noctilio albiventris* (Brown et al., 1983), sowie *Antrozous pallidus* (Brown, 1976). Browns Beobachtung, dass Richtungsrufe (directive calls) bei dieser Art in der Schallanalyse für uns nicht unterscheidbar sein können, zwischen den Tieren aber trotzdem Verhaltensreaktionen bewirken, weist auf die Schwierigkeit hin, verhaltenswirksame Parameter von Vokalisationen exakt zu klassifizieren!

2.2 Echoortung

Die meisten Fledermäuse zeichnen sich in ihrem Orientierungsverhalten durch die Echoortung gegenüber anderen nachtaktiven Jägern besonders aus. Resultate aus verschiedensten Experimenten weisen darauf hin, dass Fledermäuse aus dem Vergleich von (meist Ultraschall-) Vokalisation und gehörtem Echo durch Analyse von Intensität, Laufzeit, Frequenzgehalt, spektraler Feinstruktur sowie binauralen Unterschieden all dieser Parameter, Daten wie Grösse, räumliche Lage in allen drei Koordinaten, Relativgeschwindigkeit resp. Flügelschlagverhalten und Struktur eines Zielobjektes erkennen können (Busnel & Fish, 1980).

Ortungslaute können bei verschiedenen Microchiropterenarten unterschiedlich gestaltet sein. Die Signalformen sind grob einteilbar in sehr kurze FM-Signale mit vielen Harmonischen (0,5-2ms) [z.B. *Plecotus*, *Megadermatidae*, *Nycteridae*], klare FM-Sweeps (2-5ms) [z.B. die meisten Arten der Gattung *Myotis*, *Euderma maculatum*], FM-Sweeps mit modulationsflachem bis CF-Ende (5-20ms) [z.B. viele *Vespertilionidae* wie *Eptesicus fuscus* und die Arten der Gattung *Lasiurus*], kurze CF/FM-Signale [z.B. *Hipposideridae*], lange CF/FM-Laute [z.B. *Rhinolophidae*] (Neuweiler, 1977). Der Frequenzbereich der verwendeten Signale erstreckt sich vom menschlichen Hörbereich bis über 200 kHz. Die Echoortungsrufe können so leise sein, dass sie aus 50 cm kaum noch detektierbar sind (whispering bats) oder Intensitäten von über 110 dB SPL erreichen (Griffin, 1958). Die Ortungs-laute scheinen dabei entsprechend Habitattypus und Jagdstrategie adaptiert und genetisch fixiert zu sein (Neuweiler, 1977).

Im Verlauf des Jagdverhaltens einer Fledermaus ändern sich die Charakteristika der Ortungslaute bei der Entdeckung und Verfolgung eines interessanten Objektes in typischer Weise (Griffin et al., 1960; vgl. Abschnitt 1. Konventionen: SP, AP und FB). Eine grobe Einteilung des Ortungsverhaltens umfasst eine Suchphase (search phase; SP), eine Annäherungsphase an ein Zielobjekt (approach phase; AP), gefolgt von einer Verfolgungsphase (tracking phase) und einer Endphase, die in einem Batdetector meist als hochfrequentes Rattern (final buzz; FP) hörbar wird (Griffin, 1958). Die einzelnen Phasen können dabei unterschiedlich ausgeprägt auftreten. In synchronisierten Aufzeichnungen von Flug- und Ortungsverhalten sind die auftretenden unterschiedlichen Ortungslaute direkt korrelierbar (Webster, 1965; Schnitzler et al., 1987; Kalko & Schnitzler, 1989). Unterschiedliche Signalformen, die bei verschiedenen Arten oder im Verlauf des Jagdverhaltens auftreten, zeigen sich unter dem Gesichtspunkt der Radar- und Sonartheorie des optimalen Empfängers betrachtet (Glaser, 1974; Simmons & Stein, 1980), meist als optimal geeignet für spezielle Problemlösungen (vgl. Abschnitt 7.1. Ortungsrufe im Lichte der Signaltheorie).

Die Echoortung hat als aktives Orientierungssystem die sich von anderen Sinneswegen auszeichnende Eigenschaft, dass der Energieträger für den Transport der gewünschten Information vom Tier selbst hergestellt werden muss. Daraus ergeben sich Konsequenzen für den Energiehaushalt von Tieren, die langanhaltende Echoorientierung für eine erfolgreiche Jagd verwenden. Die Energie für die Lautausendung wird für eine Fledermaus einen beachtenswerten Prozentsatz des nächtlichen Gesamtenergieverbrauchs beinhalten. Im Gegensatz zu einem passiven Orientierungssystem wie dem Sehen, Riechen oder passiven Hören, sind bei einem aktiven System wie der Echoortung zusätzlich zu den "Entwicklungskosten" (Onto-

genie) die laufenden "Betriebskosten" für die Einholung der relevanten Information zu berücksichtigen. Dies lässt erwarten, dass, bedingt durch den zusätzlichen energetischen Selektionsdruck, eine Perfektionierung des Systemes schon kurze Zeit nach Auftauchen der Echoortung erfolgt war. Den Tieren stehen entsprechend heute verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung, um den meisten natürlichen Störungen der Echoortung zu entgehen (Schnitzler & Henson, 1980).

Fast man Echoortung als Kommunikation über die Umwelt zu sich selbst auf (Simmons et al., 1977), wird deutlich, dass das Erkennen der "Antwort", die von der Umwelt auf eine Frage gegeben wird, hier von der Erkennung der eigenen Stimme abhängen kann. Diese Erkennbarkeit der eigenen Signale ist eine Grundvoraussetzung für ein korrektes Funktionieren eines aktiven Ortungssystems. Technische Radarsysteme müssen unterschiedliche Pulsmuster oder -frequenzen verwenden, um eine klare Erkennung von Reflexionen zu garantieren. Entsprechend muss ein Tier erkennen können, dass ein wahrgenommenes, Information enthaltendes, Signal das Echo des eigenen Rufes ist. Andernfalls steht ihm aller Wahrscheinlichkeit nach keine Möglichkeit zur Verfügung, die im Echo codierte Information verlässlich auswerten zu können. Die Erkennbarkeit des Echos kann natürlich trivial sein, etwa wenn keine störenden Artgenossen in Hörweite jagen. In Fällen von Gruppenjagd sind Mechanismen vorstellbar, die eine Zuordnung eines Echos zum eigenen Ruf erleichtern können. Dazu gehören spektrale Trennungen der Laute von verschiedenen Tieren (vgl. Abschnitt 2.4. Variabilität von Echoortungsrufen). Habersetzer (1981) zeigt für *Rhinopoma hardwickei* die Benutzung verschiedener Frequenzbänder der CF-Rufe (30.0, 32.5 und 35.0 kHz) beim gleichzeitigen Jagdflug mehrerer Tiere. Die Trennung der Lagen ist auch nach Berücksichtigung von Dopplereffekten noch vorhanden, was den Autor zu einer Interpretation als JAR (jamming avoidance response) veranlasst. Die Aufspreizung in spektrale Bänder ist in einer überlagernden Darstellung der Ruffrequenzen verschiedener Tiere im Alleinflug nicht zu finden (alle ca. 32.5 kHz). Wird der Bereich von 32.5 kHz in einer Gruppe frei, schieben andere Tiere ihre Ruffrequenz in die entstandene bevorzugte Lücke. Vergleichbar weisen Miller & Degn (1981) in Lautaufnahmen einer Gruppe von *Pipistrellus pipistrellus* die Belegung von drei unterschiedlichen Frequenzlagen im Abstand von 3.6 kHz (50-57.2 kHz) nach.

Die Widerstandsfähigkeit der Fledermäuse gegen Störsignale wurde bereits von Grinnell (1963) neurophysiologisch, und von Griffin et al. (1963) in Verhaltensversuchen demonstriert. Es zeigte sich, dass das Sonarsystem der Tiere offenbar nahe der theoretisch errechenbaren Auflösungsgrenzen (Optimalempfänger) arbeitet. Die Untersuchungen fanden mit breitbandigen Störuschen statt, die in der Natur selten genügend Energie beinhalten, um die Ortung zu stören. Multiple Echos der eigenen Rufe (Clutter) oder von Rufen und deren Echos, die von anderen Tieren stammen, könnten dagegen vor allem dann kritische Störbedingungen schaffen, wenn keine Erwartungshaltungen über zeitliches oder räumliches Auftreten von Echos sinnvoll sind, das heisst bei grossräumig absuchendem Jagdflug. Durch eine Verlagerung der Signale in unterschiedliche Frequenzbänder (*Rhinopoma hardwickei*, Habersetzer, 1981; *Rhinolophus rouxi*, Neuweiler et al., 1987) könnte dieser Gefahr mit grosser Effektivität begegnet werden. Die Resultate dieser Autoren weisen auf die Notwendigkeit hin, vergleichende Untersuchungen der Ortungssignale von Tieren im Alleinflug und im Gruppenflug anzustellen.

2.3 Kommunikation und Echoortung

Echoortung und Kommunikation können, brauchen aber nicht in jedem Fall, verschiedene spektrale Lagen im akustischen Repertoire einer Art belegen. Echoortungsrufe selber können auch kommunikative Bedeutung für Artgenossen oder andere Arten beinhalten. Möhres (1953) vermutete bereits eine individuelle Signatur der eigentlichen Echoortungslaute von jungen *Myotis myotis*, da die Mütter ihre Jungtiere anhand dieser Vokalisationen erkennen. Derselbe Autor (1967) stellte fest, dass die CF-Ruffrequenzen zwischen adulten *Rhinolophus ferrumequinum* in einem Bereich von 1-1,5 kHz variieren. Die Adulttiere dieser Art erkennen sich gegenseitig anhand der Echoortungsrufe und suchen selektiv immer die Nähe derselben Artgenossen auf.

In neuerer Zeit wurde über eine kommunikative Bedeutung von Echoortungsrufen bei einigen anderen Arten berichtet. Die Rufe von *Euderma maculatum* erfüllen eine Funktion zur räumlichen Verteilung der Tiere ausserhalb gegenseitiger Hörweite (Leonard & Fenton, 1984). Arten wie *Myotis lucifugus* (Fenton & Morris, 1976; Barclay, 1982) und *Lasiurus borealis* (Griffin, 1958; Balcombe & Fenton, 1988; eigene Beobachtungen) zeigen passives Lauschen und Heranfliegen zu jagenden Fledermäusen. Weitere kommunikative Funktionen von Ortungslauten können im Fortpflanzungsverhalten von *Myotis lucifugus* (Barclay & Thomas, 1979) und in der Mutter-Kind Beziehung von *Antrozous pallidus* (Brown, 1976) gefunden werden. Jungtiere von *Rhinolophus ferrumequinum nippon* geben Attraktivitätssignale von sich, auf die die Muttertiere mit Führungssignalen für das Jungtier antwortet. Im Verlauf der Annäherung von Mutter und Jungtier entsteht eine duettartige Abfolge von Rufen, in deren Folge das Muttertier Echoortungsrufe als Richtungsrufe einsetzt (Matsumara, 1981). Das Jungtier passt die Frequenz- und Zeitstruktur seiner Lautäusserungen derjenigen der Mutter an. Hier haben die Ortungslaute der Muttertiere eine deutliche kommunikative Funktion bei der Vereinigung von Mutter und Kind zu erfüllen (Matsumara, 1979). Auch *Noctilio albiventris* setzt Echoortungsrufe in duettartigen Abfolgen von Signalen unterschiedlicher Frequenz ein, um beim Jagflug den Kontakt zwischen Mutter und Jungtier aufrecht zu erhalten (Brown et al., 1983). Bei vielen Arten (*Noctilio leporinus*, *Myotis volans*) ist eine Modifikation der Echoortungsrufe zu Warnrufen ("Honks") bekannt, die drohende Kollisionsgefahr übermitteln und Artgenossen zum Ändern der Flugbahn veranlassen können (Suthers, 1965). Über Kommunikation in Chiroptera gibt Fenton (1985) erschöpfend Auskunft.

Jeder Echoortungsruf macht auf die Präsenz des Senders aufmerksam. Falls in den Signalen individuelle Unterschiede irgendwelcher Art codiert sind, beinhalten diese automatisch weitere potentiell kommunikative Information für alle Zuhörer. So könnte beispielsweise eine *Rhinolophus rouxi* anhand der Frequenzlage der Echoortungsrufe eines hörbaren Artgenossen erkennen, ob dieser weiblichen oder männlichen Geschlechtes ist! Wieweit diese Information, wie auch die unterschiedliche Frequenzlage von Tieren in benachbarten Jagdarealen, von den Fledermäusen ausgewertet werden kann, ist unbekannt (Neuweiler et al., 1987).

Die im Verlauf einer Fanghandlung zu beobachtenden Änderungen der Ortung lassen umgekehrt auch den Schluss von den Echoortungsrufen auf die momentane Verhaltenssituation des Senders zu. Diese Information scheint von einigen Arten selektiv ausgenutzt zu werden, indem sie nur auf die Feeding Buzzes von Artgenossen herbeifliegen (Griffin, 1958; Balcombe & Fenton, 1988; eigene Beobachtungen).

2.4 Variabilität von Echoortungsrufen

Die Echoortungsrufe der meisten Microchiropteren unterscheiden sich in typischen Parametern wie Dauer, Verlauf der Frequenz über die Zeit, Frequenzstruktur, Anzahl der Harmonischen, Intensität oder Pulsrepetitionsrate in Abhängigkeit von der Jagdsituation (vgl. oben). Drastische Änderungen im Verlauf der Echoortung beschreiben beispielsweise Simmons & O'Farrell (1977) bei *Plecotus phyllotis*. Diese Art verwendet in der Suchphase lange Laute von spezieller CF/FM-Beschaffenheit, wechselt beim Fang von Insekten aber zu klaren FM-Signalen. Auch *Plecotus auritus* zeigt diese beiden Ruftypen (Ahlén, 1981). Zusätzlich sind Beobachtungen über Rufeigenschaften bekannt, die in Abhängigkeit vom Flugabstand zu festen Objekten ändern (Miller & Degn, 1981; Barclay, 1986). In hohen Fluglagen werden meist CF-Signale eingesetzt, während bei Annäherung an feste Gegenstände die FM-Anteile der Signale zunehmend betont werden. Sowohl *Nyctalus noctula* als auch *Pipistrellus pipistrellus* (Weid & Helverson, 1987) zeigen bei Jagd in grossen Höhen im schnellen Flug diese Verhaltensadaptation. Arten die generell näher an Vegetation jagen (z.B. *Eptesicus serotinus*, Weid & Helverson, 1987) zeigen solche CF-Rufe nicht. Miller & Degn (1981) finden, dass *Eptesicus serotinus* im normalen Jagdflug durchschnittlich mit 3-6 msec langen Signalen im Abstand von etwa 100 msec ortet. In Flughöhen mehr als 15 m über dem Boden verlängert diese Art die Rufe auf 10-15 msec Dauer und vokalisiert nur noch alle 200 msec. Auch Arten der Gattung *Myotis* orten etwa innerhalb von Räumen mit deutlich kürzeren Rufen als im Freiland (Ahlén, 1981).

Bei Fledermäusen, die mit CF-Lauten orten und eine ausgeprägte Spezialisierung der Hörbahn für diese Frequenz aufweisen (Neuweiler et al., 1980), sind hauptsächlich Variabilitäten der Frequenzlage bekannt. Novick (1958) findet bei Individuen der Arten *Hipposideros lancidiva*, *Rhinolophus rouxi* und *Rhinolophus landeri* Unterschiede der Lage der CF-Anteile der Rufe. Neuweiler (1977) erwähnt unterscheidbare Ruhfrequenzen des CF-Anteiles bei Hufeisennasenfledermäusen die aus verschiedenen Höhlen gefangen wurden. Long & Schnitzler (1975) weisen in Verhaltensaudiogrammen an zwei *Rhinolophus ferrumequinum* einen individuellen Unterschied der Frequenz besten Hörens von 3 kHz nach. Fenton & Bell (1981) erwähnen für *Rhinolophus denti* unterschiedliche Frequenzlagen der CF-Anteile der Ortungsrufe im Bereich von 107-112 kHz. Für *Rhinolophus rouxi* beschreiben Neuweiler et al. (1987) nicht nur deutlich geschlechtsspezifische, sondern auch individualspezifische Unterschiede der spektralen Lage der Ortungslaute. Diese Unterschiede waren bei Tieren, die benachbarte Jagdareale benutzten, deutlich erkennbar. Fenton (1986) weist bei *Hipposideros caffer*, die aus verschiedenen Gebieten stammen, unterschiedliche Frequenzlagen der CF-Anteile der Rufe nach. Pye (1972) zeigt mit relativ kleinen Stichproben in *Hipposideriden* eine bimodale Verteilung von Frequenzlagen des CF-Anteiles in Tiergruppen. Bei Aufnahmen von Einzeltieren gliedert sich diese Verteilung weiter auf. Einzelne Individuen von *Asellia tridens* zeigen stabile Ruhfrequenzen des CF-Anteils ihrer Rufen. Im

Vergleich zwischen 18 Tieren weisen Gustafson & Schnitzler (1979) aber eine Verteilung der CF-Lagen über 13 kHz von 111-124 kHz nach. *Hipposideros speoris* zeigt im Frequenzbereich von 127-140 kHz individuelle Lagen der CF-Frequenzen der Ortungslaute (Rübsamen et al., 1988).

Diese Variabilität der Frequenzlagen der Lautfrequenz muss relativiert werden, da bei diesen Arten, wie auch bei einigen anderen der Überfamilie Rhinolophoidea, auch eine starke Spezialisierung der Hörverarbeitung auf einen bestimmten Reinton nachgewiesen wurde (Schuller & Pollak, 1979; Neuweiler et al., 1980). Untersuchungen an *Rhinolophus rouxi* zeigen, dass die spektrale Lage dieser Spezialisierung im Verlauf der Ontogenese fixiert wird (Rübsamen, 1987). Die ersichtlichen Unterschiede in der Frequenz des CF-Anteils der Echoortungsrufe könnten entsprechend eher als genetische, innerartliche, denn als intra-individuelle Variabilität, interpretiert werden. Um eine optimale Echoortung zu erreichen, sind die individuellen Tiere auf die Fixierung der Echofrequenz im Bereich der Frequenz bestens Hörens angewiesen. Die geringere Ausprägung der akustischen Fovea bei *Hipposideriden* (Neuweiler et al., 1984) erlaubt wahrscheinlich diesen Arten einen grösseren Spielraum in der Wahl der Ortungsfrequenzen als es bei *Rhinolophiden* der Fall ist. Simmons et al. (1979b) klassieren das Ortungsverhalten von *Rhinolophus* als wenig variabel, während sie dasjenige von *Eptesicus fuscus* oder *Pipistrellus pipistrellus* moderat, das von *Tadarida* und auch *Plecotus phyllotis* als stark adaptierfähig beschreiben. Diese Bemerkung deckt sich mit der Erwartung für das Verhalten innerhalb von Individuen der Gattung *Rhinolophus*.

In einer Vielfalt von Veröffentlichungen sind Variationen im Rufverhalten von Microchiroptera in Nebensätzen angedeutet, ohne aber die Flexibilität irgendwie zu korrelieren. Im folgenden soll versucht werden, die diesbezüglichen Informationen aus einigen dieser Artikel zusammenzustellen.

Bradbury (1970) findet bei *Vampyrum spectrum* Pulse sehr variabler Länge, die den Eindruck von Doppel-FM-Pulsen erwecken, in Realität aber Harmonischen Aufbau haben. Novick (1958) bezeichnet Molossidengenerell als sehr variabel im Rufverhalten. In einer kurzen Nebenbemerkung stellen Griffin & Thompson (1982) bei Lautaufnahmen von *Tadarida* sp. Benutzung unterschiedlicher Frequenzbänder fest, ohne aber die Tiere identifiziert zu haben. Die Variabilität der Ortungsrufe von *Tadarida brasiliensis mexicana* wird in Abhängigkeit der Ortungssituation als sehr hoch bezeichnet (Simmons et al., 1978). Die Autoren vergleichen die hier innerartlich zu findende Flexibilität mit derjenigen, wie sie sonst nur in einem Vergleich zwischen verschiedenen Familien auftritt. *Tadarida brasiliensis mexicana* benutzt beim Ausflug aus dem Quartier CF/FM/CF-Rufe, ein frequenzflacher Teil wird gefolgt von einem steileren Frequenzabfall, der danach wieder in einem frequenzflachen Teil ausläuft. In freiem Jagdflug lassen die Tiere den ersten CF-Teil weg und zeigen nur noch FM/CF- oder auch reine CF-Signale mit geringem Anteil an höheren Harmonischen. Im Verlauf eines Zielfluges verkürzen sich die Rufe zu steilen FM-Signalen, wie sie auch von Vespertilioniden her bekannt sind. Griffin & Novick (1955) erwähnen, dass bei Emballonuriden grosse Variabilitäten in den relativen Amplituden der Frequenzkomponenten nachweisbar seien. Durch unterschiedliche Ausprägung der Harmonischen können die Frequenzlagen der Hauptenergie in unterschiedliche Bereiche gelegt werden. Bradbury & Emmons (1974) erwähnen für die Echoortungsrufe von *Saccopteryx bilineata* ebenfalls eine hohe

Variabilität der Frequenzlage und des Verlaufs der Frequenz über die Zeit. Barclay (1983) beschreibt in derselben Art zwei FM/CF/FM-Rufe unterschiedlicher Frequenzlage die jeweils hintereinander in einer Zweiergruppe ausgesandt werden. Eine andere Emballonuridenart verwendet sogar drei aufeinanderfolgende Rufe aufsteigender Frequenz. Die Vielfalt der in dieser Familie vorkommenden Echoortungslösungen beleuchtet auch Barclays Beobachtung, dass *Carmura brevirostris*, vielleicht als einzige bekannte Fledermausart, auch im Feeding Buzz multiharmonische CF-Signale von 1,3 msec Dauer einsetzt, die überhaupt keine Anzeichen von Frequenzmodulation aufweisen. Griffin & Novick (1955) finden grosse Variabilität der Rufdauer und Frequenzzusammensetzung der Rufe von *Noctilio leporinus*. Suthers (1965) berichtet über Pulsfolgen von 2 oder 3 Rufen unterschiedlichen Aufbaus sowie die bereits angesprochenen Honks bei *Noctilio leporinus*. Suthers & Fattu (1973) finden bei *Noctilio labialis*, vergleichbar zu *Noctilio leporinus*, in unregelmässigen Abfolgen Typen von CF/FM-Rufen, deren FM-Anteile deutlich unterschiedliche Bandbreiten überstreichen. Novick (1958) bemerkt, dass sich bei *Vespertilionidae* hauptsächlich die Anfangsfrequenz der Vokalisation als flexibel erwies. Generell beurteilt er aus Laboruntersuchungen viele Parameter zum Beispiel zweier aufeinander folgender Pulse in dieser Familie als variabel. Unterschiede sind hauptsächlich aus verschiedenen Verhaltenssituationen bekannt (vgl. beispielsweise *Plecotus phyllotis* oben). *Eptesicus fuscus* verlängert im Verhaltensexperiment die eingesetzten Ortungslaute und fügt CF-Teile an, wenn Breitbandrauschen abgespielt wird (Simmons & Lavender, 1978). Schnitzler et al. (1987) vermuten eine individualspezifische Lage der Endfrequenz der Ortungsrufe von *Pipistrellus kuhlii*. Auch in Aufnahmen von *Myotis daubentonii* gibt die Lage der niedrigsten Frequenz Anlass zur Vermutung, dass individuelle Unterschiede vorliegen (Kalko & Schnitzler, 1989). Die Autoren finden in verschiedenen Aufnahmesequenzen Rufe, die bis 7 kHz auseinander liegen. Eine Identifikation von Individuen war aber nicht möglich. Brigham et al. (1989) vergleichen niedrigste Frequenz und Frequenz maximaler Energie in 20 Rufen von jeweils 4 individuellen *Lasiurus borealis* (Freilandaufnahme) und *Eptesicus fuscus* (Aufnahme in Zelt). Die Autoren finden eine Unterschiedlichkeit von 3 *Lasiurus borealis*, das vierte Tier kann nicht von den anderen getrennt werden. Woodside & Taylor (1985) erwähnen Differenzen in den Rufparametern zwischen Vokalisationen verschiedener Tiere, können aber nicht klar nachweisen, ob es sich um Unterschiede der Aufnahmesituation oder um individuelle Charakteristika der Tiere handelt. Schliesslich sei die Zusammenfassung der Variabilität verschiedener Arten in den Überblicksartikeln von Pye (1980) sowie von Thomas et al. (1987) erwähnt.

Schliesst man die Fledermäuse, die immer CF-Anteile in den Rufen zeigen, aus der Betrachtung aus, so sind insgesamt die wenigsten Zitate bezüglich individueller Lautparameter von Tieren auswertbar. Einzig die Daten von Brigham et al. (1989) weisen anhand zweier Parameter individuelle Unterschiede zwischen drei Tieren nach, wenn man man von der Annahme ausgeht, dass die Aufnahmen unter identischen Bedingungen entstanden sind.

Die von Miller & Degn (1981), Pye (1972) und Habersetzer (1981) beobachteten unterschiedlichen Frequenzlagen der Rufe in Jagdgruppen weisen, ausser auf die Flexibilität der Art, auch darauf hin, dass die Erkennung des Echos der eigenen Rufe in Gruppenflug möglicherweise für Fledermäuse nicht unproblematisch ist. Für diese Ansicht sprechen auch Laborbeobachtungen von Vogler & Neuweiler (1983), die für verschiedene Individuen der Art *Nyctalus noctula* Charakteristika

der Echoortungsrufe beschreiben, die unterscheidbar sind, wenn mehrere Tiere gleichzeitig fliegen. Es ist erwiesen, dass sich Tiere einer Gruppe anhand der Echoortungsrufe gegenseitig erkennen können (Möhres, 1967; Brown, 1976). Es ist allerdings schwer vorstellbar, wie feine vorhandene Signaturen in den Lauten vom Sender (=Empfänger) auch nach Reflektionen an räumlich oder zeitlich strukturierten Objekten noch eindeutig erkannt werden können. Echoortungsrufe sind allgemein weniger vielfältig strukturiert als Vokalisationen für soziale Kommunikation. Viele der in der Literatur beschriebenen sozialen Rufe weisen starke, wiederholte Frequenzmodulationen auf, die sich für individuelle Ausprägungen anbieten. Meist sind die Laute durch eine niedrige spektrale Lage der Grundschwingung gekennzeichnet. Dies ermöglicht eine weitere Individualisierung der Rufe durch unterschiedliche Betonung einer Grosszahl von höheren Harmonischen. Die Frequenzlage der Grundschwingung von Echoortungsrufen liegt dagegen häufig im Ultraschallbereich von 20-50 kHz, was auch die Anzahl der modulierbaren höheren Harmonischen reduziert. Die Variabilität der Vokalisation nimmt im Verlauf der Entwicklung mit zunehmender Annäherung der Rufe an die Ortungslaute adulter Tiere ab (Buchler, 1980). Beobachtungen von Fenton (1977) zeigen ähnliche Tendenzen unterschiedlicher Flexibilität bei Sozial- und Ortungslauten. Fenton findet eine enorme Vielfalt der sozialen Vokalisationen bei *Myotis lucifugus*. Ein Vergleich der Verteilungen von niedrigster und höchster Frequenz, sowie der Dauer, in Sozial- und Echoortungsrufen zeigt deutlich, dass sich die Parameter bei den Ortungsrufen auf einen viel eingeschränkteren Bereich des Zeit- und Frequenzspektrums beschränken. Dies bedeutet, dass die Variabilität der Echoortungslaute geringer ist, als diejenige der Sozialrufe. Um bei Situationen grosser Flugdichten eine Differenzierung zu erlauben, sind aus diesen Gründen wahrscheinlich nicht genügend Möglichkeiten vorhanden, individuelle Strukturen anzubringen (Novick, 1977). In vielen Situationen besonders dichten Fluges kann allerdings angenommen werden, dass sich die Tiere nicht mehr allein auf die Echoortung verlassen, sondern anhand des gut entwickelten Ortsgedächtnisses (Neuweiler & Möhres, 1967) ihren Weg durch Vegetation oder in Höhlen finden. In der Situation effektiven Jagdfluges sind die Flugdichten in aller Regel deutlich niedriger als bei Ausflug aus Tagesquartieren. Aus den Charakteristika der Echoortungsrufe ist aber zu schliessen, dass die Reichweiten der Signale meist erhöht ist. Eine Unterscheidbarkeit der Laute in dieser Situation ist notwendig. Die oben erwähnten klar unterschiedlichen Frequenzlagen bei *Rhinolophiden* und *Hipposideriden* wie auch bei *Rhinopoma hardwickei*, *Pipistrellus pipistrellus* und *Tadarida* können in kleinen Jagdgruppen diesem Zweck dienen.

2.5 Fragestellung

Wichtigste Problematik der vergleichenden Analyse und Interpretation von Rufrepertoire und Variabilität von Vokalisationen ist unsere weitgehende Unkenntnis der funktionellen Bedeutung von Rufen, die uns "unterschiedlich" erscheinen. Damit kann auch schwer entschieden werden, wie weit sich Signale unterscheiden müssen, um eine differenzierte Wirkung zu erreichen. Der Mangel an Verständnis über die Bedeutung von vokalen Variationen macht Schätzungen über die Grösse von Repertoires und die Bedeutung unterschiedlicher Tierlaute problematisch (Marler, 1977). So können auch Variabilitäten, die im Echoortungsverhalten gefunden werden nur im Korrelation mit einem logisch isolier- und interpretierbaren Verhalten einen Sinn bekommen.

Geplant wurden Aufnahme und Analyse von Echoortungsrufen zur Abklärung darin vorhandener Flexibilität. Obschon nur sehr wenige bestärkende Daten vorliegen, kann die Hypothese formuliert werden, dass sich Ortungslaute von Fledermäusen individuell unterscheiden lassen. Zusätzlich ist zu erwarten, dass Individuen in ihrem Rufverhalten Reaktionen zeigen, wenn Artgenossen in Hörweite vokalisieren, insbesondere wenn dies mit vergleichbaren Signalen geschieht. Falls Tiere nur aufgrund der Laute von Artgenossen ihre eigenes Verhalten ändern, sollte sich diese Änderung auch durch Abspielen (Playback) von entsprechenden Lautsequenzen auslösen lassen. Eine Überprüfung dieser Hypothese wurde geplant. Aus der Literatur ist zu entnehmen, dass Tiere die Echoortung auch in Abhängigkeit von unterschiedlicher räumlicher Umgebung ändern können. Um eine klare Aussage über die Variabilität von Echoortungsrufe treffen zu können, sollte versucht werden, Signale von bekannten Einzeltieren unter wechselnden Bedingungen auf Tonband aufzuzeichnen. Daraus sollte die grösstmögliche Vergleichsbasis für eine kausale Interpretation von Vokalisationsänderungen resultieren (sensu Marler, 1977).

Die spezielle Fragestellung der Untersuchungen erzwang die Entwicklung einer geeigneten Aufnahme- sowie Auswertmethode für die Rufe individuell identifizierbarer Tiere. Ein Vergleich des Verhaltens von Arten mit verschiedenen Ortungscharakteristika in unterschiedlichen Habitaten versprach einen grösseren Informationsgewinn über die Problematik, als die Fixierung auf eine einzelne Art. Natürliche Habitate, die eine Vielfalt von Fledermäusen aufweisen, sind in Deutschland selten. Die für die Untersuchung notwendige Kontinuität des Auftretens der Tiere an vorherseh- und beobachtbaren Plätzen ist noch schwieriger zu finden. In Kanada finden sich in einigen Gebieten gemischte Fledermauspopulationen, die verlässlich beobachtbar sind. Diese Plätze versprachen eine zügige Durchführbarkeit der geplanten Beobachtungen mit einem minimalen Aufwand an Vorarbeiten (z.B. Suchen von Biotopen und Jagdarealen).

2.6 Arbeitsablauf

Die Feldarbeiten für die vorliegende Untersuchung wurden im Sommer 1985 und im Sommer 1986 in Kanada ausgeführt. Im ersten Jahr wurde eine Methode für die klare Identifizierung aufgenommener Echoortungslaute entwickelt. Dies geschah in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. M.B. Fenton (damals: Carleton University, Ottawa; seit 1986: York University, Toronto) in Manotick (südliche Umgebung von Ottawa, Ontario) und im Pinery Provincial Park (südöstliches Ufer des Lake Huron, Ontario). Lautaufnahmen wurden von *Eptesicus fuscus*, sowie von *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* gewonnen. Die Resultate der Datenauswertung im Winter 1985/86 am Zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität in München zeigten, dass die Aufnahmeapparatur modifiziert werden musste, um eine verzerrungsfreie Aufzeichnung der Signale zu gewährleisten (vgl. Diskussion). Im Sommer 1986 entstanden im Okanagan Valley (British Columbia) Lautaufnahmen von *Euderma maculatum* und *Eptesicus fuscus*. Wiederum im Pinery Provincial Park fanden Arbeiten mit *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* statt. Der enorme Zeitaufwand für die, teilweise manuelle, Analyse einer geringen Anzahl von Lauten im Winter 1985/86 bewogen mich dazu 1987 eine automatisierte Auswertmethode zu entwickeln. Damit wurde die Analyse der Signale, wiederum in München, seit Winter 1987/88 ausgeführt.

3 Material und Methoden

3.1 Beschreibung der Habitatstrukturen

Die Arbeiten mit *Euderma maculatum* und *Eptesicus fuscus* fanden im Okanagan Valley in Britisch Kolumbien, Kanada, statt. Die Aufnahmeorte liegen am Westufer des Vaseux-Lake südlich von Okanagan Falls ca. 42°12'N; 119°33'W. Dieses Nord-Südtal, geprägt von vereinzelter hohen Felsabbrüchen, erhält eine durch seine Inlandlage bedingte mittlere jährliche Niederschlagsmenge von etwa 35 cm. Die Nachttemperaturen um 01:00 h lagen im Mai im Mittel bei 10.2 °C und im Juni bei 15.46 °C. Das Gebiet liegt auf einer Höhe von 300 - 1500 m über Meer. Die Vegetation dieser ariden Zone wird dominiert durch Beifussgewächse (Sagebrush, *Artemisia* spp.), Flockenblumen (Knapweed, *Centaurea* spp.) und Grasarten (Bunchgras, *Apropyron* spp.). In den tieferen Lagen vereinzelt, an den Hügeln dichter, stehen Gruppen von Tannen (Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii*) und Föhren (*Ponderosa* pine, *Pinus ponderosa*). Das südliche Ende dieses Tales zeichnet sich generell durch Eigenschaften aus, die typisch sind für weit südlicher gelegene Zonen.

Sämtliche Tonbandaufnahmen von *Euderma maculatum*, die ausgewertet wurden, sind in der näheren Umgebung der Lichtung aufgenommen worden, die in Abbildung 1 (Tafel 1) zu erkennen ist. Das Quartier der beiden mit Radiosendern markierten Tiere lag für einzelne Tage in der im Hintergrund erkennbaren Bergwand.

Eptesicus fuscus wurde 400 m nördlicher, im Okanagan Falls Provincial Park beobachtet. Direkt oberhalb des dort gelegenen Campingplatzes befindet sich eine Staustufe des Okanagan Rivers, deren Überlauf stromschnellenartige Wasserbewegungen auf der Höhe des Aufnahmeortes erzeugten. Trotz der zu erwartenden Erschwernis für die Echoortung (Frenckell & Barclay, 1987), jagten zahlreiche *Eptesicus fuscus* in diesem Gebiet. Die Mehrzahl der Tier hielt sich allerdings meist in mehr als ca. 2-5 m Höhe etwas stromabwärts von den Turbulenzen auf. Die Lautaufnahmen wurden möglichst ausserhalb des Rauschbereiches der Wasserstrudel gemacht. Abbildung 2 (Tafel 1) zeigt den Ort der grössten Jagdaktivitäten von *Eptesicus fuscus*. Die Aufnahmestelle liegt auf der rechten Seite der Abbildung. Auf der Übersichtskarte in Abbildung 9 ist schematisch die Lage der Aufnahme- und Fangorte von *Eptesicus fuscus* und *Euderma maculatum* in diesem Gebiet eingezeichnet.

TAFEL 1:

ABBILDUNG 1: Habitat im Okanagan Valley, am Westufer des Vaseux Lake, Blick nach Norden. Die Aufnahmen von *Euderma maculatum* entstanden in diesem Gebiet. In der im Hintergrund erkennbaren Felswand befanden sich für einzelne Tage die Schlafplätze der markierten Tiere.

ABBILDUNG 2: Aufnahmegebiet von *Eptesicus fuscus*, unterhalb der Staustufen des Skaha Lake, Blick nach Süden. Die Tiere jagten in 1 - 15 m Höhe sowohl über der Wasserfläche als auch über Land. Die Aufnahmeposition lag am rechten Ufer.

ABBILDUNG 3: Einfahrt zum Campingareal Riverside im Pinery Provincial Park. Über diesem und drei weiteren ähnlichen Plätzen, die nachts beleuchtet waren, jagten *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus*.

ABBILDUNG 4: Baum A (abgestorbene *Pinus ponderosa*), aus dem die meisten *Eptesicus fuscus* gefangen werden konnten. Die Lage der beiden mit Hilfe von Seilzügen positionierten Tuttle traps ist mit Pfeilen markiert.

TAFEL 1



ABBILDUNG 1



ABBILDUNG 2

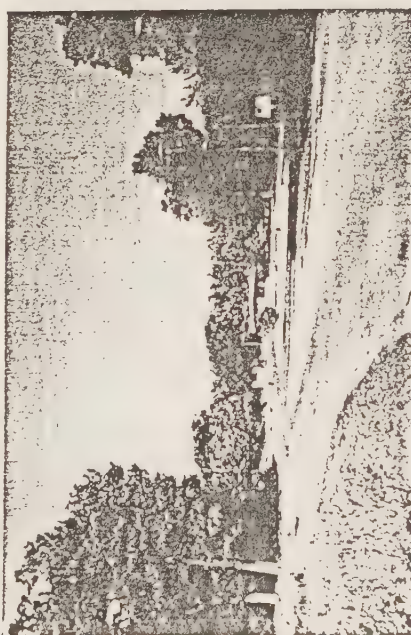


ABBILDUNG 3



ABBILDUNG 4

Die Lautsequenzen der beiden Arten der Gattung *Lasiurus* wurden alle im Pinery Provincial Park, am Ostufer des Lake Huron, südlich von Grand Bend (43°15'N; 81°45'W), Ontario, aufgenommen. Bedingt durch die Nähe der Grossen Seen ist das Klima in dem Gebiet generell mild und feucht. Mittlere Temperaturen um 01:00 h lagen im Juli bei 19,9 °C und im August bei 17,2 °C. Der mittlere jährliche Niederschlag liegt bei etwa 150 cm. Primär zeichnet sich der Park durch eine Sukzessionslandschaft aus, die durch ständig neu angeschwemmte Sande weiter in den See hinaus wandert. Entsprechend ist eine grosse Artenvielfalt in verschiedenen Habitaten im Park zu finden. Dünengräser, vereinzelte Juniperussträucher und Zwergeichen bis hin zum Klimaxstadium einer gemischten Eichen-Föhrengesellschaft lösen sich ab. Zusätzlich sind entlang eines toten Flussarmes verschiedenste Feuchtgebiete vorhanden, in denen Eschen, Birken und Ahorn häufiger vorkommen. Der Park ist als Erholungsgebiet mit drei komfortablen Zeltplätzen erschlossen. Für die Einfahrtkontrollen waren grosse Parkplätze und Strassenanlagen errichtet worden, die die ganze Nacht hell beleuchtet blieben (Abbildung 3, Tafel 1). Im Bereich dieser Lampen waren die, fast ausschliesslich hier jagenden, *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* sehr gut zu beobachten und zu fangen. Bei nächtlichen Kontrollgängen durch die unbeleuchteten Teile des Parkes (mit QMC-Mini Bat Detector, Frequenz variiert) bemerkten wir äusserst selten eine der beiden Lasiurusarten. Gelegentlich war eine *Lasiurus cinereus* in grosser Höhe über dem toten Flussarm zu hören. Die Tagesschlafplätze der beiden Arten konnten für keines der Tiere identifiziert werden. Die Orte an denen mit Arten der Gattung *Lasiurus* gearbeitet wurde, Main Gate, Dunes, Riverside und Burley, sind auf Abbildung 10 bezeichnet. In Abbildung 11A ist die Lage der Arbeitsplätze in Kanada mit Pfeilen markiert.

TAFEL 2:

ABBILDUNG 5: Dorsalansicht von *Euderma maculatum*. Das Tier ist mit einem Radiosender versehen und trägt die Ringmarkierung #11., (weiss-weiss). Man beachte die auffällige Rückenzeichnung und die grossen Pinnæ.

ABBILDUNG 6: Portrait von *Eptesicus fuscus*.

ABBILDUNG 7: Portrait von *Lasiurus borealis*.

ABBILDUNG 8: *Lasiurus cinereus*, die grösste kanadische Fledermausart. Das Tier ist ebenfalls mit reflektierenden Ringen markiert. Zu beachten ist der erkennbare Fellbesatz auf der Unterseite des Plagiopatagiums.

TAFEL 2

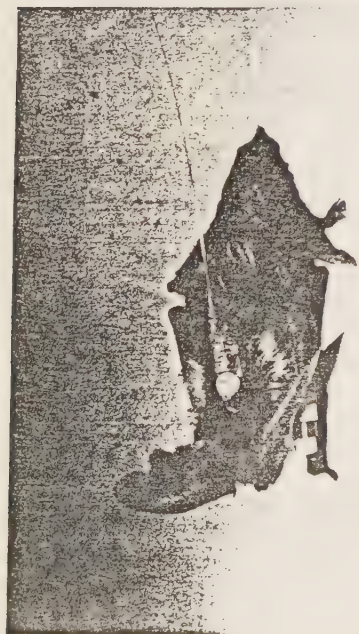


ABBILDUNG 5



ABBILDUNG 7



ABBILDUNG 6



ABBILDUNG 8

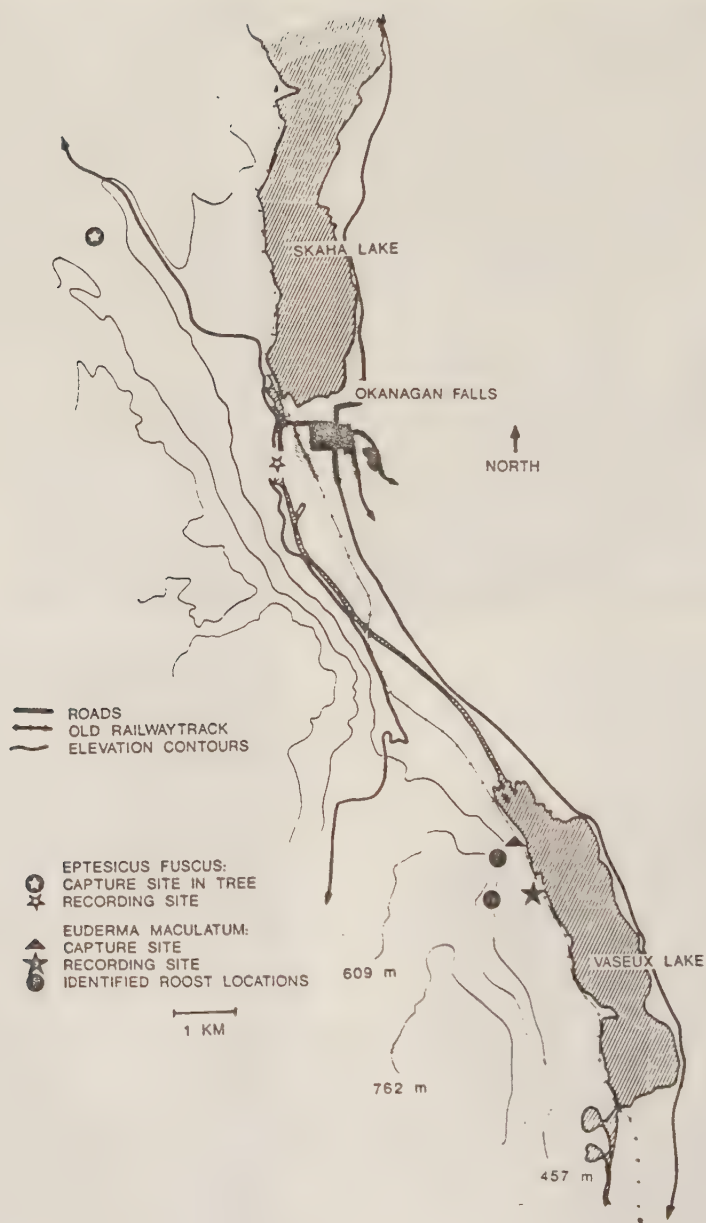


ABBILDUNG 9: Übersichtskarte des Arbeitsgebietes im Okanagan Valley, British Columbia, mit Einzeichnung der lokalisierten Tagesquartiere, der Fang- und der Aufnahmeplätze.

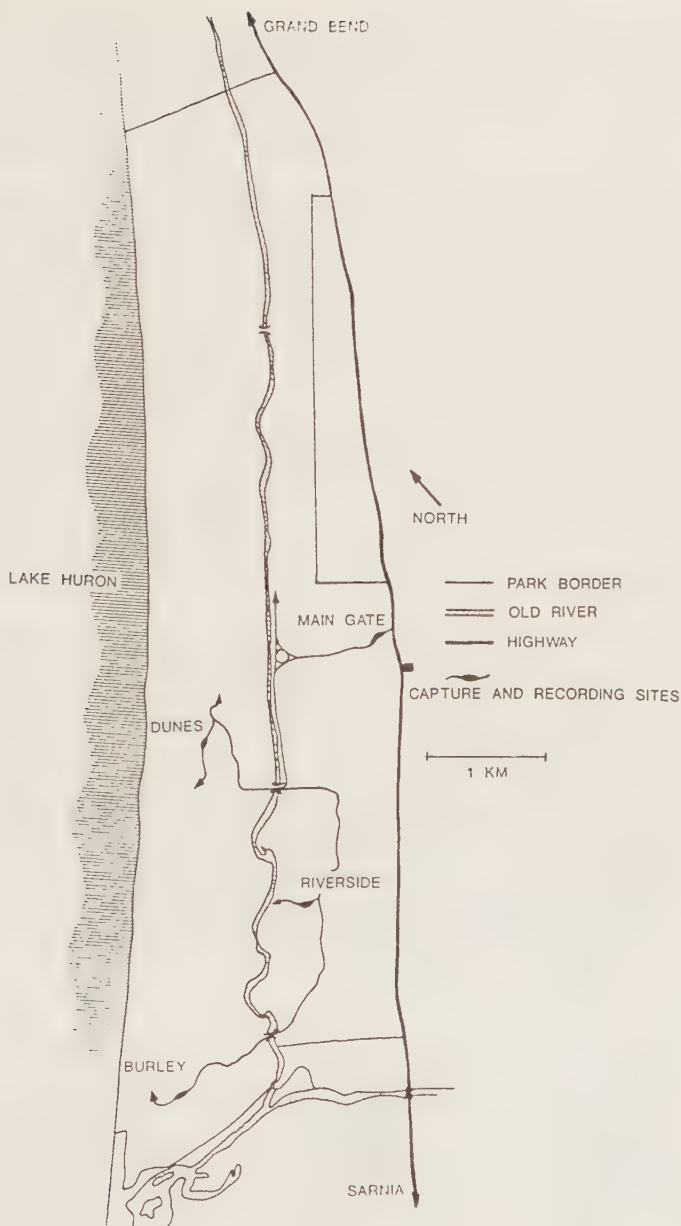


ABBILDUNG 10: Übersichtskarte des Arbeitsgebietes im Pinery Provincial Park, Ontario. Die Lage der Arbeitsplätze (Main Gate, Dunes, Riverside und Burley) ist eingezeichnet.



A

B

DISTRIBUTION RANGE OF



EPTESICUS FUSCUS



EUDERMA MACULATUM



LASIURUS BOREALIS



LASIURUS CINEREUS

ABBILDUNG 11: A) Übersichtskarte von Kanada mit Markierung der Lage der beiden Arbeitsgebiete in British Columbia und Ontario. B) Verbreitungsgebiete der vier untersuchten Arten im nördlichen Amerika (nach Van Zyll de Jong, 1985).

ABBILDUNG 11

3.2 Beschreibung der Arten

Die vier in der Folge beschriebenen Arten gehören alle zur Ordnung der Chiroptera, Unterordnung Microchiroptera, Familie Vespertilionidae.

Euderma maculatum (J.A. Allen); "Spotted Bat"

Euderma maculatum ist der einzige Vertreter der Gattung *Euderma*, die wiederum zu der Gruppe der Plecotusartigen gezählt wird (Watkins, 1977). *Euderma maculatum* ist in den ariden, locker bewaldeten Gebieten der ganzen westlichen USA zu finden. Das Okanagan Valley in Kanada ist als nördlichstes Extremum der Verbreitung zu betrachten. Als die wahrscheinlich spektakulärste und auch seltenste Art des nordamerikanischen Kontinentes, ist sie sofort an der Rückenfärbung und den bis 5 cm langen Ohren identifizierbar. Abbildung 5 (Tafel 2) zeigt ein Tier, das mit Radiosender und zwei reflektierenden Ringen markiert wurde (vgl. 3.3. Fang und Markierung der Tiere). Van Zyll de Jong (1985) gibt eine mittlere Gesamtkörperlänge von 11,1 cm, eine Unterarmlänge von 50 mm und eine Spannweite von 35 cm an. Die für die Aufnahmen gefangenen Tiere hatten ein mittleres Gewicht von 16,6 g (weitere Daten vgl. Tabelle 1). *Euderma maculatum* scheint in unzugänglichen Spalten an steilen Abbrüchen den Tag zu verbringen; die Fortbewegung auf senkrechten und waagrechten Oberflächen ist sehr behende (Watkins, 1977). Ein Jungtier pro Saison scheint der normale Nachwuchs zu sein (Watkins, 1977).

Die Tiere bejagen vorhersagbar eine allabendlich wiederkehrende Folge von offenen Gebieten in weiten Flugellipsen von ca. 30x70 m, in einer Höhe von 10-15 m. Sich begegnende Tiere reagieren mit einer Erhöhung der Pulsrepetitionsrate der, im menschlichen Hörbereich liegenden, Echoortungslaute, worauf eines der beiden sich entfernt (Woodsworth et al., 1981). Die weithin hörbaren Laute erfüllen somit eine Funktion in der Orientierung und der Kommunikation (Leonard & Fenton, 1984). *Euderma maculatum* jagte im überwachten Bereich von 1 Stunde nach Sonnenuntergang bis ca. 1 Stunde vor Sonnenaufgang kontinuierlich, mit einem geringen Abfall der Aktivität um die Nachtmitte. Entdeckte Beute wird im Flug nach Verfolgung bis in Bodennähe gefangen (Leonard & Fenton, 1982), wobei Nachtfalter die fast ausschliessliche Ernährungsgrundlage der Art bilden (Easterla & Whitaker, 1972). Über den Verbleib von *Euderma maculatum* im Winter sind keine Daten vorhanden.

Eptesicus fuscus (Palisot de Beauvois); "Big Brown Bat"

Sie ist die einzige in Kanada nachgewiesene Art der weltweit verbreiteten Gattung *Eptesicus*, die auf dem amerikanischen Kontinent mit 7 Arten vertreten ist (Abbildung 6, Tafel 2). *Eptesicus fuscus* ist in einer Vielzahl von Habitaten zu finden und zusammen mit *Myotis lucifugus*, auch in von Menschen kultivierten Zonen, eine der häufigsten Arten Kanadas. Die an den Fängen gemessenen Körpermasse (Tabelle 1) decken sich mit den Beschreibungen von Van Zyll de Jong (1985). Wochenstuben, mit im Mittel etwa 100 Tieren, und Tagesschlafplätze sind in Dachstühlen von Gebäuden aller Art, sowie in hohlen Bäumen (Abbildung 4, Tafel 1) nachgewiesen (Van Zyll de Jong, 1985). Ein einzelnes schnellwachsendes Jungtier ist die Regel. Das Auffinden des eigenen Nachwuchses durch die Mutter wird durch Isolationsrufe ermöglicht (Gould, 1971).

Eptesicus fuscus jagte im Okanagan Valley bereits in der Dämmerung für maximal eine Stunde relativ hoch über dem Fluss. In den meisten Fällen war bereits 30 Minuten nach Erreichen der maximalen Jagddichte wieder ein deutlicher Rückgang der Aktivität zu beobachten. Diese Beobachtung einer sehr kurzen Jagdperiode machte auch Davis (1968). Die Jagdzone liegt 5-10 m über Boden im freien Luftraum und kaum in der Vegetation. Als Nahrung dienen hauptsächlich Coleoptera, ausserdem Hemiptera, Hymenoptera, Diptera, Plecoptera und weniger Lepidoptera (Hamilton, 1933; Black, 1974).

Über ein akustisches Fernerkennen von Insektenschwärmen auf eine Distanz bis 600 m (!) berichteten Buchler & Childs (1981). Dieselben Autoren erwähnen 1982 auch eine visuelle Orientierung nach dem Nachglühen der untergegangenen Sonne. *Eptesicus fuscus* stellt wahrscheinlich die beliebteste FM-Fledermaus für Verhaltensversuche im Labor dar. Im Gegensatz dazu sind Beschreibungen über die Echoortung im Freiland spärlicher vorhanden. Überwinternde Tiere sind in Höhlen oder auch in menschlichen Bauwerken beobachtet worden (Goehring, 1972).

Gattung *Lasiurus*:

Lasiurus ist eine Neuweltgattung mit charakteristischen runden kurzen Pinnae, kurzem Tragus und schlanken Flügeln. Von den 7 beschriebenen Arten besitzen auch die beiden in Kanada verbreiteten 4 Milchdrüsen und ein dorsal fellbedecktes Uropatagium. Das Fell zieht sich ausserdem auch über die körpernahe Oberseite des Plagiopatagiums von Fussgelenk bis hin zur Mitte des Oberarmes. Schultern und Handgelenke weisen auffällige weisse Haarbüschel auf (Abbildungen 7 und 8, Tafel 2). Alle Arten haben ihr Tagesquartier in der Vegetation von Laubbäumen. *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* ziehen im Winter nach Süden (Davis & Lidicker, 1956), wo sie in Bäumen (Spechtlöcher, Rindenritzen) oder seltener in Höhlen den Winter in Torpor verbringen. Da die Arten ziehen, konnten sie sich im Gegensatz zu anderen Arten wie *Eptesicus fuscus* oder *Myotis lucifugus* auch Gebiete zur Sommerjagd erschliessen, denen jegliche adäquaten Überwinterungsmöglichkeiten fehlen (Barclay, 1984).

Lasiurus borealis (Müller); "Red Bat"

Die Tiere sind an ihrem dichten, orange-rötlichen Fell gut von anderen kanadischen Arten unterscheidbar. Abbildung 7 (Tafel 2) zeigt das Portrait eines Tieres. Die in Tabelle 1 zusammengestellten Messdaten der Tiere decken sich mit Ausnahme des Gewichtes (die meisten der gefangenen Tiere waren trächtig!, Literatur: 12,5 g) mit den Literaturangaben (Shump & Shump, 1982a; Van Zyll de Jong, 1985). Die Verbreitung beschränkt sich auf bewaldete Gebiete, wo die Tagesquartiere im Blattwerk 1-6 m über Boden liegen. *Lasiurus borealis* als Opfer von Vögeln (Häher, *Cyanocitta cristata* oder Habichte, *Accipiter spp.*) werden von verschiedenen Autoren beschrieben (Downing & Baldwin, 1961; Elwell, 1962). Die grosse Anzahl der Jungtiere (1-4, selten 5) kann als Adaptation an diese Gefahr betrachtet werden. Während die Tiere sich einzeln oder als Familiengruppe in den Tagesschlafplätzen aufhalten, sind Jagdgruppen mit bis 30 Tieren beobachtet worden (LaVal & LaVal, 1979). Der Jagdflug beginnt wie auch von Kunz (1973) in Iowa beobachtet, auch in Ontario etwa 45 Minuten nach Sonnenuntergang und hält, allerdings mit einem deutlichen Aktivitätseinbruch um Mitternacht, bis zur Morgendämmerung an. Bei Temperaturen unter 10°C oder nach starken Regenfällen waren keine Tiere zu beobachten. *Lasiurus borealis* jagte in den Aufnahmegebieten in vergleichsweise schnellem Flug (pers. Eindruck im Vergleich zu *Eptesicus fuscus* und vor allem *Euderma maculatum*) in Höhen um 10-20 m, verfolgte aber Nachtfalter bis wenige Handbreit über den Boden. Als Nahrungsgrundlage dienen eine Vielfalt von Insekten, darunter Lepidoptera, Orthoptera, Homoptera und Coleoptera (Ross, 1961; Shump & Shump, 1982a).

Lasiurus cinereus (Palisot de Beauvois); "Hoary Bat"

Lasiurus cinereus unterscheidet sich von *Lasiurus borealis* hauptsächlich durch die Grösse (27,6 g; Van Zyll de Jong, 1985; vgl. auch Tabelle 1) und die gelblich-braun-grau gesprenkelte (engl: hoary) Färbung. Mit um die 40 cm Flügelspannweite ist es die grösste in Kanada auftretende Fledermausart, die sich mit ihrem dichten Fell auch das weiteste nördliche Verbreitungsgebiet erschliessen konnte (Shump & Shump, 1982b). In Abbildung 8 (Tafel 2) ist ein markiertes Tier zu sehen (vgl. 3.3. Fang und Markierung der Tiere). Das Fortpflanzungsverhalten und die Art der Überwinterung sind weitgehend identisch mit *Lasiurus borealis* (Shump & Shump, 1982a+b).

An den Beobachtungsplätzen tauchten die Tiere etwas später auf als *Lasiurus borealis* und jagten im allgemeinen in höheren Lagen (bis schätzungsweise 30 m). *Lasiurus cinereus* ernährt sich hauptsächlich von grossen Lepidoptera, zu einem geringeren Teil auch von Coleoptera, Hymenoptera und Odonata (Black, 1972+1974; Whitaker, 1972; Barclay, 1984). Abbildung 11B zeigt die Verbreitung der vier beschriebenen Arten in Nordamerika (nach Van Zyll de Jong, 1985).

TABELLE 1: Daten aller gefangenen und markierten Tiere. Die Spalten enthalten von links nach rechts: DATE, Datum des Fanges; TIME, Uhrzeit des Fanges (ein Pfeil (->) bedeutet, dass der Fang nach der angegebenen Zeit erfolgt ist); SITE, Fangort (Die in dieser Spalte verwendeten Abkürzungen bedeuten: Ok.F. = Okanagan Falls; Baum A und Baum B. = zwei von *Eptesicus fuscus* als Tagesquartier benutzte Bäume; Camp und Süd = zwei Jagdgebiete von *Eptesicus fuscus*; Cliff = Jagdgebiet von *Euderma maculatum* auf einer Wiese unterhalb eines Felsabbruches (vgl. Abbildungen 1 + 9); PPP = Jagdgebiete von Arten der Gattung *Lasiurus* im Pinery Provincial Park, 5 beleuchtete Plätze: B = Burley, D = Dunes, MG = Main Gate, NDC = Nature Display Center, R = Riverside (vgl. Abbildung 10)); SPECIES, Tierart; SEX, Geschlecht; AGE, Alter, wobei nur zwischen Adult und Juvenil unterschieden wurde; WEIGHT, Gewicht in Gramm; FA, Unterarmlänge in mm; WNGSP, Flügelspannweite in cm; CC#, Nummer, die durch farbige Ringe codiert wurde; #S, Anzahl der ausgewerteten Ortungssequenzen des entsprechenden Tieres; #C, Anzahl der analysierten Echoortungsrufe des entsprechenden Tieres; REPROD, Reproduktiver Zustand des betreffenden Tieres.

DATE	TIME	SITE	SPECIES	N	SEX	AGE	WEIGHT	FA	WNGSP	CC	BS	BC	PEPROD
18.5.	21.00	Ok.F. Baum D	E. fuscus	W	A		15,95	45,20	32,39	.12			
18.5.	21.00	Ok.F. Baum D	E. fuscus	W	A		14,95	48,60	33,65	.11			
18.5.	21.30	Ok.F. Baum D	E. fuscus	W	A		16,60	45,50	33,20	.13			
18.5.	21.45 ->	Ok.F. Camp	E. fuscus	W	A			45,40	32,70	.15			
18.5.	21.45 ->	Ok.F. Camp	E. fuscus	W	A			46	32,40	.21			
18.5.	21.45 ->	Ok.F. Camp	E. fuscus	W	A			44,40	31,90	.22	1	24	
19.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		17,60	48,70	32,50	.23			
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		17,60	47,30		.24			
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		16,30	47,20	32,60	.25			
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		19,60	47,30	31,50	.31			
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		19,30	47,80	32,60	.32			
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		18,20	46,60	30,40	.33			trächtig
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A			14	48,90	34,30	.34		
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		15,60	47,40	29,10	.35			trächtig
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		21,70	52	34,30	.41			trächtig
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		21,70	50	33	.42			trächtig
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A			17	48,40	31,10	.43		
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		21,50	48,90		.44	2	78	trächtig
18.5.	21.20 ->	Ok.F. Baum A	E. fuscus	W	A		19,40	46,50	32,50	.45			
18.5.	22.15	Ok.F. Süd	E. fuscus	W	A		21,20	49,90	35,30	.52			trächtig
18.5.	22.15	Ok.F. Süd	E. fuscus	W	A		20,50	48	34,70	.53			trächtig
Total				21			18,26	47,62	32,63		3	102	
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	E. fuscus	M	A		11,90	44,70	30,60	.14			
16.6.	22.00	Ok.F. Camp	E. fuscus	M	A		16,90	47,70	32,60	.51			
Total				2			14,40	46,20	31,60				
29.5.	23.05	Cliff	Eu. maculatum	W	A		16,90	49,80	34,20	11.	9	322	
29.5.	23.15	Cliff	Eu. maculatum	M	A		16,20	47,90	33,60	12.	5	127	
Total				2							14	449	
29.5.	3.00	PPP NDC	L. borealis	W	A		20	42		.12			trächtig
31.5.	22.55	PPP MG	L. borealis	W	A		21	45		.14	4	111	trächtig
3.6.	23.15	PPP MG	L. borealis	W	A		18	39		.23	2	87	trächtig
4.6.	23.45	PPP MG	L. borealis	W	A		20	44		.24			trächtig
5.6.	0.10	PPP MG	L. borealis	W	A		16	42		.15			
5.6.	2.45	PPP MG	L. borealis	W	A		17	39		.32			trächtig
6.6.	1.14	PPP B	L. borealis	W	A		19	41		.34			trächtig
12.6.	2.00	PPP R	L. borealis	W	A		17	41		.35			säugend
14.6.	2.35	PPP B	L. borealis	W	A		16	41		.41			säugend
15.6.	3.35	PPP MG	L. borealis	W	A		17	44		.45	5	126	säugend
27.6.	1.50	PPP MG	L. borealis	W	A		18	39		5.54			säugend
27.6.	3.10	PPP MG	L. borealis	W	A		19	42		5.53	4	107	säugend
28.6.	2.15	PPP B	L. borealis	W	A		18	41		3.35	5	105	säugend
29.6.	00.15	PPP MG	L. borealis	W						5.52			
29.6.	1.50	PPP MG	L. borealis	W	A		15	42		5.23			säugend
9.7.	3.10	PPP R	L. borealis	W	A		17	41		2.23	2	61	säugend
14.7.	1.40	PPP R	L. borealis	W	A		18	42		2.53			p.säugend
14.7.	2.25	PPP R	L. borealis	W	A		17	40		2.25			p.säugend
16.7.	3.00	PPP B	L. borealis	W	A								
29.7.	3.15	PPP R	L. borealis	W	A		18	41		2.15			
5.8.	23.35	PPP MG	L. borealis	W	J					1.54			
6.8.	0.15	PPP MG	L. borealis	W	A		18	42		1.53			
6.8.	3.15	PPP MG	L. borealis	W	J		12	40		1.13			
Total				22			17,55	41,40			22	597	
5.6.	0.45	PPP MG	L. borealis	M	A		12	39		.25			
15.6.	3.15	PPP MG	L. borealis	M	A		16	39		.42			
26.6.	0.45	PPP MG	L. borealis	M	J?		15	38		.52			
26.6.	1.05	PPP MG	L. borealis	M	J?		16	38		.43			
26.6.	1.35	PPP MG	L. borealis	M	J?		13	40		14.			
7.7.		PPP MG	L. borealis	M	A		14	40		1.23			
13.7.	23.10	PPP R	L. borealis	M	A		14	40		2.45			
Total				7			14,29	39,14					

DATE	TIME	SITE	SPECIES	N	SEX	AGE	WEIGHT	FA	WINGSP	CC	BS	IC	REPROD
8.6.	23.15	PPP R	L. cinereus	W	A		33	58					säugend
12.6.	1.45	PPP R	L. cinereus	W	A		31	55		35.			säugend
12.6.	3.00	PPP R	L. cinereus	W	A		35	53		12.			trächtig
13.6.	23.15	PPP D	L. cinereus	W	A		32	61		32.	2	35	säugend
13.6.	23.50	PPP D	L. cinereus	W	A		33	57		54.			säugend
14.6.	3.45	PPP B	L. cinereus	W	A		32	57		25.	2	47	
28.6.	0.00	PPP B	L. cinereus	W	A		29	54		34.	2	68	säugend
28.6.	1.35	PPP B	L. cinereus	W	A		34	54		21.			säugend
30.6.	23.50	PPP R	L. cinereus	W	A		33	53		53.	3	70	säugend
9.7.	1.30	PPP R	L. cinereus	W	A		32	56		52.	4	166	säugend
17.7.	0.35	PPP R	L. cinereus	W	A		31	54		41.			säugend
17.7.	2.10	PPP R	L. cinereus	W	A		31	57		13.	6	160	säugend
<u>Total</u>				12			32,17	55,75			19	546	
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. ciliolabrum	W	A		4,80	34,30	22,60	4.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. ciliolabrum	W	A		4,50	30,80	22,40	4.			
<u>Total</u>				2			4,65	32,55					
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		8,80	34,80	24,30	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		8,30	36,50	22,80	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		6,90	36,70	25,60	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		7,50	37,20	25,80	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		7,80	35	24,70	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		6,90	36,40	25,30	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		7	37,90	26	2.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		6,70	36,20	24,60	2.			
8.6.	21.45 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		34,90	24,70	2.				
8.6.	21.45 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		37,70	25,90	2.				
8.6.	21.45 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	W	A		36,50	24,80	2.				
<u>Total</u>				11			7,49	36,35	24,95				
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	M	A		5,50	35,10	24,30	.2			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. lucifugus	M	A		5,90	36,60	24,70	.2			
<u>Total</u>				2			5,70	35,85	24,50				
15.5.		Mine	M. thysanodes	W	A		6,70	42,40	29,40	5.			
<u>Total</u>				1									
19.5.		Mine	M. thysanodes	M	A		7,10	41,90	27,50	.5			
<u>Total</u>				1									
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		8,90	35,90	24,50	3.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		7,70	36,50	25,10	3.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		7,10	33,70	23,30	3.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		8,90	35	24,20	3.			
2.6.	22.00 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		6,80	35	24,40	3.			
8.6.	21.45 ->	Ok.F. Camp	M. yumanensis	W	A		35,90	23,40	3.				
<u>Total</u>				6			7,88	35,33	24,15				

3.3 Fang und Markierung der Tiere

Fang:

Alle markierten Tiere wurden entweder beim Ausflug aus dem Tagesquartier oder während der Nacht im Jagdgebiet gefangen. Für den Fang ausfliegender Fledermäuse wurden Harfenfallen (Tuttle-traps) (Tuttle, 1974) verwendet, die vor den Ausflughöchern aufgestellt worden waren. Bei den baumbewohnenden *Eptesicus fuscus* im Okanagan Valley war der Erfolg mit dieser Methode bescheiden. Die mit Hilfe von Seilkonstruktionen vorgenommene Positionierung der Fallen (Abbildung 4, Tafel 1) vor den aus Beobachtungen bekannten Ausflughöffnungen in abgestorbenen Föhren (*Pinus ponderosa*), war meist mit einer Erschütterung des Baumes verbunden, die die Tiere dazu veranlasste, neue, zuvor unbekannte Wege zum Ausflug zu benutzen. Die sehr hohe Wendigkeit im Flug und die Beweglichkeit auf festem Grund verkleinerte den Prozentsatz der aus einer Kolonie gefangenen Tiere gegen 1% - 10%. Für den Fang im Jagdgebiet war der Einsatz von Vogelnetzen (Mist nets) die einzige erfolgreiche Methode. *Eptesicus fuscus* jagte in Okanagan Falls über Stromschnellen oder im oberen, äusseren Bereich von ufernahen Büschen. Die Netze wurden entsprechend dem beobachteten räumlichen Jagdverhalten entweder in Bodennähe zwischen die Vegetation gestellt oder an einer beweglichen Seilkonstruktion über den Fluss gehängt. Tiere dieser Fledermausart erwiesen sich auch hier als äusserst geschickte Flieger, die das Netz meistens problemlos umflogen. Die mit dieser Methode gefangenen Tiere verfangen sich im Netz, wenn sie ein hochgeworfenes Objekt verfolgten und das Netz gleichzeitig auf sie zu bewegt wurde. Heftige Vokalisationen im menschlichen Hörbereich von im Netz gefangenen Tieren verschiedener anderer Arten (*Myotis yumanensis*, *Myotis lucifugus*, *Myotis ciliolabrum*, *Myotis thysanodes*), hatten einen deutlich attraktiven Charakter auf Arten der Gattung *Myotis* sowie auf *Eptesicus fuscus*. Einige Tiere verfangen sich so auch bei der "Inspektion" von Netzen.

Euderma maculatum wurde im Okanagan Valley ausschliesslich mit sehr grossen (18x5m), stationären Mist nets gefangen, die in bekannten Flugschneisen zwischen 6 m hohe Masten gespannt worden waren. Der Fangerfolg blieb auch bei dieser Art sehr bescheiden. Die Tiere jagten meist über der Reichweite der Netze. Das Gebiet, in dem die Netze aufgestellt worden waren, wurde ausserdem von vielen Tieren, die generell sehr empfindlich auf Störungen reagierten, grossräumig umflogen.

Lasiurus borealis und *Lasiurus cinereus* konnten weder mit Tuttle traps noch mit stationären Mist nets gefangen werden. Eine einzige, offensichtlich juvenile *Lasiurus borealis* verfang sich in einem unbewegten Netz. Sämtliche anderen Fänge erfolgten durch Verwenden eines kleineren (4,5 m x 2,5 m) Netzes als Käscher. Eine Person warf dabei Gegenstände in die Flugbahn der nahenden Tiere, worauf zwei weitere Personen mit dem zwischen ihnen aufgespannten Netz versuchten, die meist abtauchend verfolgende Fledermaus abzufangen. Durch häufigen Wechsel der Fangplätze konnte mit dieser Methode eine grosse Zahl an Tieren der Gattung *Lasiurus* gefangen werden. Als Wurfobjekte verwendete runde Kiesel wurden weit schlechter oder seltener verfolgt, als etwa Holzschnipsel oder andere uneben geformte Gegenstände die im Flug rotierend wahrscheinlich ein auffälligeres Echo

erzeugten. Die Grösse der Objekte schien dabei nur für die Länge der Verfolgung durch das Tier eine Rolle zu spielen. Ein Optimum wurde mit Holzstückchen von 2-3 cm Länge erreicht.

Alle gefangenen Tiere wurden gewogen und Unterarmlänge und Flügelspannweite wurden vermessen. Ausserdem wurden Geschlecht, reproduktiver Zustand und das Alter (juvenil/adult) der Tiere festgestellt. Ausser der Markierung mit den Kunststoffringen wurden *Euderma maculatum* und *Eptesicus fuscus* zusätzlich noch mit Aluminiumringen mit Prägenummer versehen. Tabelle 1 gibt eine Zusammenstellung der Daten aller gefangenen und markierten Tiere.

Markierung:

Alle Tiere wurden mit gespalteten Kunststoffringen (Heindl, Detmold), die mit farbig reflektierenden Folien (Tesalux 4630, Beiersdorf AG) beschichtet worden waren, beringt (Bradbury & Emmons, 1974). Dabei wurden fünf verschiedenen Farben je ein Zahlencode zugeordnet (weiss=1, rot=2, gelb=3, blau=4, grün=5). Den Tieren wurden je mindestens zwei Ringe unterschiedlicher Farbe an einem Unterarm befestigt. Die beiden reflektierenden Ringe wurden durch einen dritten, nicht reflektierenden Ring auf eine Minimaldistanz gehalten. Bei der Beobachtung der fliegenden Tiere verhinderte dies das Auftreten des Eindruckes von nicht identifizierbaren Mischfarben. Mit diesem Verfahren konnten durch Belegung beider Flügel 50 Tiere, durch Verwendung eines weiteren Ringes am jeweils anderen Flügel theoretisch 250 Tiere, individuell kenntlich gemacht werden. Nur die beiden Arten der Gattung *Lasiurus* mussten, bedingt durch die grosse Zahl gefangener Tiere, an beiden Flügeln markiert werden. Mit einem starken Scheinwerfer beleuchtet, waren die Codenummern im allgemeinen bereits auf Distanzen von 50-100m im Fernglas zu erkennen. Dadurch konnte das intensive Licht bereits frühzeitig reduziert oder ausgeschaltet werden, um das Verhalten der Tiere nicht zu beeinträchtigen. Individuelle Tiere werden im weiteren mit der Nummer und einem Punkt (als von dorso-caudal gesehene Lageeindezeichnung des Körpers) bezeichnet. "*Lasiurus borealis* #.45" steht entsprechend für eine am rechten Flügel mit der Nummer 45 blau-grün markierte *Lasiurus borealis*.

Die Jagdplätze von *Euderma maculatum* und *Eptesicus fuscus* waren nicht immer zum vornherein bekannt, wie dies bei der Gattung *Lasiurus* der Fall war. Um generelle Informationen über die Lage des Jagdgebietes eines Tieres für spätere Lautaufnahmen zu erhalten, wurden einige Tiere der beiden Arten zusätzlich mit Radiosendern (Holohil Systems, Woodlawn, Ontario, Canada) markiert. Die Radiosender wurden mit chirurgischem Naturkautschuk (Skinbond) an eine Stelle zwischen den Schulterblättern geklebt, an der zuvor die Haare kurzgeschoren worden waren (vgl. Abbildung 5, Tafel 2). Die Transmitter, die maximal 1 g wogen, fielen nach etwa zwei Wochen ab, funktionierten aber immer noch. Die mit Sendern versehenen Tiere wurden auch im Rahmen einer anderen Untersuchung mit Empfängern (Merlin Receivers, Custom Electronics, Urbana, USA) während des Ausfluges verfolgt. In den Jagdgebieten, die ein Tier wiederholt aufgesucht hatte, wurden die Lautaufnahmen hergestellt. Die geringe Richtcharakteristik der Radiomethode verunmöglichte bei Annäherung anderer Fledermäuse eine eindeutige Identifikation des

markierten Tieres allein anhand des Sendersignales. Bei den Lautaufnahmen selber diente deshalb wiederum die Farbcodemarkierung zur Erkennung der Individuen und zur Ausrichtung der Aufnahmeapparatur.

3.4 Aufnahmen

Die Lautaufnahmen erfolgten mit zwei Mikrofonen gleichzeitig auf getrennte Kanäle eines RACAL STORE 4 D (RACAL RECORDERS, Southampton, England) Tonbandgerätes (Obrist, 1988). Die Aufnahmegeschwindigkeit betrug 76 cm/s, was den spezifizierten Frequenzgang des Gerätes auf 200 Hz - 150 kHz limitierte. Die Signale des einen Ultraschallmikrophones (Eigenbau), das im Brennpunkt eines Parabolreflektors von 48 cm Durchmesser (Dan Gibson, E.P.M Parabolic Microphone, Model P-200) befestigt war, wurden auf einen Kanal des Tonbandgerätes geführt. Dieses Aufnahmesystem zeichnete sich durch extrem hohe Gerichtetheit und Empfindlichkeit aus. Bei allen Aufnahmen, die zur Endauswertung verwendet wurden, war ein zweites Mikrophon eines QMC S-200 BAT DETECTORS (QMC-Instruments Ltd, London), das seitlich des Parabolreflektors in paralleler Ausrichtung montiert wurde, mit dem zweiten Tonbandkanal verbunden. Die Gerichtetheit dieses Aufnahmesystems war weit geringer als diejenige des ersten Mikrophones. Auf dem dritten Kanal wurden, bei Vorbeiflug von Tieren die mit einem Radiosender markiert waren, die Radiosignale aufgezeichnet. In einigen Verhaltensexperimenten wurden Ortungsrufsequenzen über Lautsprecher von einem zweiten Tonband abgespielt. In diesen Fällen wurde dieses Playbacksignal auf dem dritten Kanal aufgenommen. Der vierte Kanal war für die Aufnahme eines Protokolles der Verhaltensbeobachtungen reserviert.

Im Verstärker des Reflektormikrophones war eine zusätzliche elektronischen Divisionsschaltung integriert, die Ultraschallsignale in den menschlichen Hörbereich transformiert. Der Ausgang dieser Schaltung war mit einem Kanal eines Kopfhörers verbunden. Damit konnte akustisch eine Kontrolle über die Lage vokalisierender Tiere relativ zur maximal empfindlichen Aufnahmerichtung vorgenommen werden.

Die Ausgänge des RACAL-Tonbandgerätes liefern bei Aufnahmen eine Hinterbandkontrolle, d.h. die Aufnahme kann bereits ab Band auf Übersteuerungen kontrolliert werden. Zu diesem Zweck wurden die Ausgänge der beiden ersten Kanäle auf ein tragbares Oszilloskop (Tektronix 212) geführt. Die Signale der Mikrophone konnten wahlweise auch durch ein Periodometer (Carleton University, Science & Technology Workshop) verschaltet, auf das Oszilloskop gelegt werden. Die resultierende sofortige Darstellung des Frequenzverlaufes der untersten harmonischen Schwingung über die Zeit (Sonagramm) erlaubte hiermit eine erste Beurteilung des Ortungsverhaltens der aufgenommenen Tiere. Direkt vor dem Reflektormikrophon befand sich eine in der Lichtintensität regelbare Handlampe (EURAS, Dachau), die zu der Richtung höchster Empfindlichkeit des Reflektormikrophons parallel ausgerichtet war.

Bei den Aufnahmen war immer eine Hilfsperson für die Bedienung des Tonbandes und die Kontrolle der Aufnahmeaussteuerung erforderlich. Wenn ein interessierendes Tier im Scheinwerferlicht erkennbar und im Kopfhörer hörbar wurde, führte ich bei laufendem Tonband den Lichtkegel der Lampe, resp. die Richtung höchster Empfindlichkeit des Parabolmikrophones (vgl. 5.1. Verhaltensänderungen durch

Beobachtereinflüsse), dem Tier so lange als möglich nach und protokollierte gleichzeitig dessen sichtbares Verhalten. Um Störungen des Tieres zu vermeiden, wurde darauf geachtet, dass die Nachführlampe in allen Fällen auf die minimal notwendige Helligkeit eingestellt war. Die Verschaltung der technischen Geräte bei den Aufnahmen ist aus Abbildung 12 zu entnehmen.

3.5 Abspielexperimente

Bei den Abspielexperimenten wurden zwei verschiedene Lautsprechertypen verwendet. Laute von *Euderma maculatum* wurden durch Audiolautsprecher einer portablen Stereoanlage präsentiert. Von *Euderma maculatum* wurde sowohl das Flugverhalten vor, während und nach den Experimenten beobachtet, als auch parallel Aufzeichnungen der Laute erstellt. Als Rückspielsequenz wurde immer dieselbe Aufnahme einer normalen Ortungssequenz von Tier #11. verwendet. Die Experimente sollten eigentlich nur das Interaktionsverhalten der Art provozieren, um dieses besser und häufiger beobachten zu können.

In den Experimenten mit *Lasiurus borealis* kamen drei Hochfrequenzlautsprecher (Machmerth et al., 1975) von 6,5 cm Durchmesser zum Einsatz. Jeder der Lautsprecher wurde mit einem getrennten Verstärker (Simmons et al., 1979a) betrieben. Abbildung 12 zeigt auch die Verschaltung der verwendeten Geräte bei diesen Playbackversuchen.

Das Verhalten der Tiere auf die Präsentationen wurde bewertet als 1: Reaktion vorhanden oder 0: keine Reaktion vorhanden. Eine auf die Lautsprecher gerichtete Änderung der Flugrichtung im Bereich der Schallkegel wurde als Reaktion bewertet, alle Durchflüge ohne Änderung der Flugrichtung wurden als Nullen verbucht. Ein Durchflug wurde gezählt, wenn sich ein Tier im Verlauf seiner normalen Flugroute bis auf eine Distanz von 5 m an die Abspielstelle näherte. Dabei wurden alle sichtbaren Tiere unabhängig von der Flughöhe mitgezählt. Die Anzahl der Durchflüge während der 1-Minuten Playbacks wurden in Beziehung gesetzt zu der Anzahl der beobachteten Reaktionen. Jedes Experiment war zeitlich umrahmt von Kontrollbeobachtungen des Verhaltens der Tiere während des Abspielens einer leeren Bandstelle. Die neun Bandstellen, die für die PB-Experimente verwendet wurden enthielten folgende Signale:

- 1: Reine SC von *Lasiurus borealis*
- 2: Reine SC von *Lasiurus cinereus*
- 3: SC und Feeding Buzz von *Lasiurus borealis*
- 4: SC und Feeding Buzz von *Lasiurus cinereus*
- 5: SC + Feeding Buzz von *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* gemeinsam
(die in Abbildung 37 dargestellte Sequenz)
- 6: Synthetische SC von *Lasiurus borealis*
- 7: Synthetische SC von *Lasiurus cinereus*
- 8: Synthetischer Feeding Buzz von *Lasiurus borealis*
- 9: Synthetischer Feeding Buzz von *Lasiurus cinereus*
- 0: Leerband zur Kontrolle

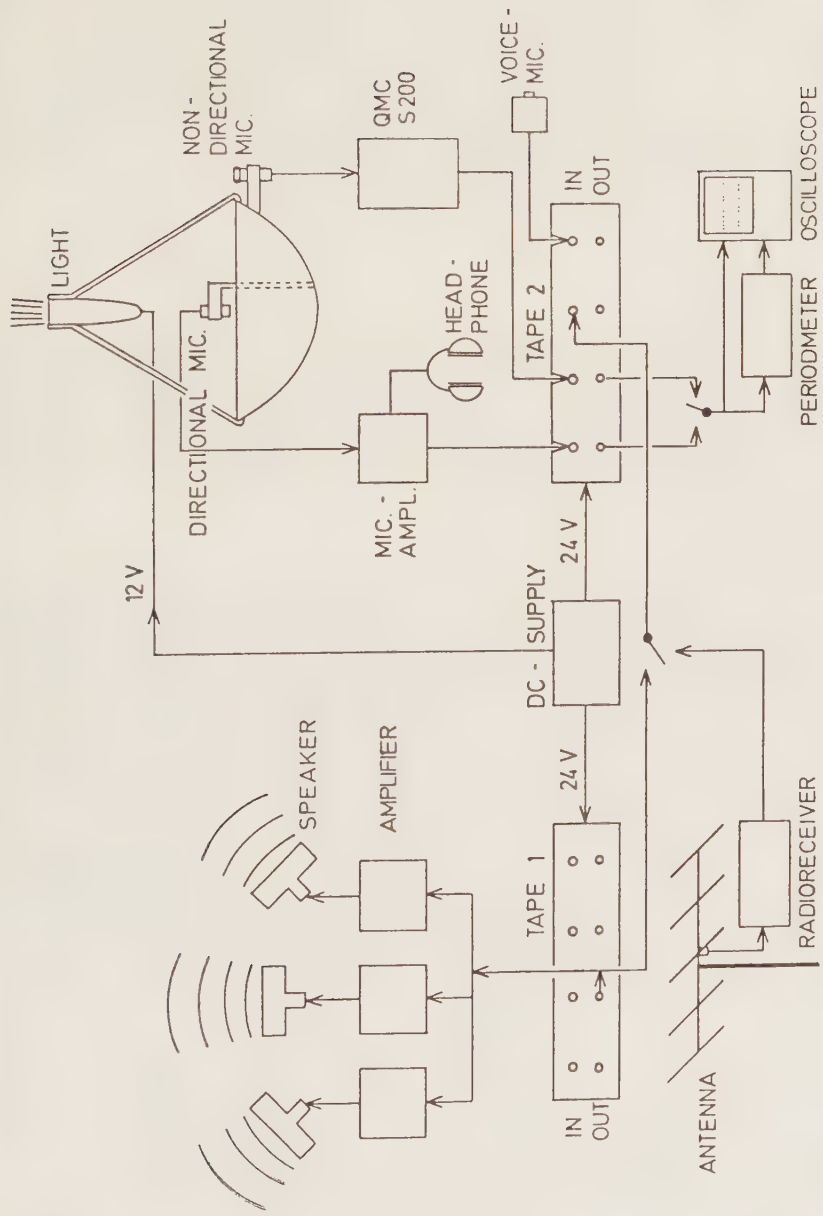


ABBILDUNG 12: Blockdiagramm der für die Lautaufnahmen und die Abspielexperimente verwendeten Apparaturen.

Die synthetischen Signale wurden mit einem Sinusgenerator von Hand getriggert 32x verlangsamt auf Band aufgenommen. Die Signale gleichen in groben Zügen dem realen Verlauf der Echoortungsrufe der beiden Arten, beinhalten aber keine Harmonischen. Eine genaue Analyse der Abspielsequenzen in Bezug auf Frequenzgehalt, DC oder PD der Signale wurde nicht vorgenommen, da nur ein allgemeiner Eindruck des Verhaltens der Tiere auf deutlich unterschiedliche Zeitstrukturen der Signale erwünscht war. Ebenso kann nichts über die absolut erreichten Intensitäten der einzelnen Sequenzen ausgesagt werden.

3.6 Lautanalyse

3.6.1 Hardwareanalyse

Die Auswertung der Tonbandaufnahmen erfolgte sukzessive in mehreren Stufen. Zuerst wurden die aufgenommenen Verhaltensprotokolle mit dem zugehörigen Bandzählwerkstand festgehalten. Bei 4-16 mal verlangsamer Bandlaufgeschwindigkeit wurden darauf die, nun im menschlichen Hörbereich liegenden, Ortungslaute durchgehört und einer ersten Bewertung unterzogen. Die beiden Signalkanäle der Bänder mit interessanten und qualitativ guten Aufnahmen wurden dann auf ein neues Band umkopiert.

Die beiden Kanäle der Kopie wurden nun in 32-facher Verlangsamung rückwärts abgespielt in den beiden Ausgängen eines Stereokopfhörers abgehört. Gleichzeitig wurde auf einem Graphikmonitor (HP-1304A Display, Hewlett Packard) ein durchlaufendes Echtzeitsonagramm des einen Kanals beobachtet. Die unterschiedlich starke Gerichtetheit der beiden Aufnahmемikrophone und deren seitliche Versetzung erzeugen bei diesem Abhören einen Raum- oder Lageeindruck der Herkunft der Laute. Damit wird es möglich, die aufgenommenen Tiere auseinanderzuhalten. Entsprechend der Zuordnung wurden, synchron mit dem durchlaufenden Sonagramm, unterschiedliche DC-Markierungen für die einzelnen Tiere auf den dritten Kanal (FM-Kanal, zur Aufnahme von Gleichströmen geeignet) aufgenommen. Diese Markierungen wurden aufgebracht, um die Signale auch nach der Digitalisierung noch zuordnen zu können. Das Band musste für diese Markierung rückwärts abgespielt werden, um sicherzustellen, dass sich die Stelle mit der Lautinformation zum Zeitpunkt der DC-Markierung genau über dem Aufnahmekopf befand (vgl. relative Position des Aufnahme-/Wiedergabekopfes des Tonbandgerätes, Abspielen normal von links nach rechts, Abbildung 13).

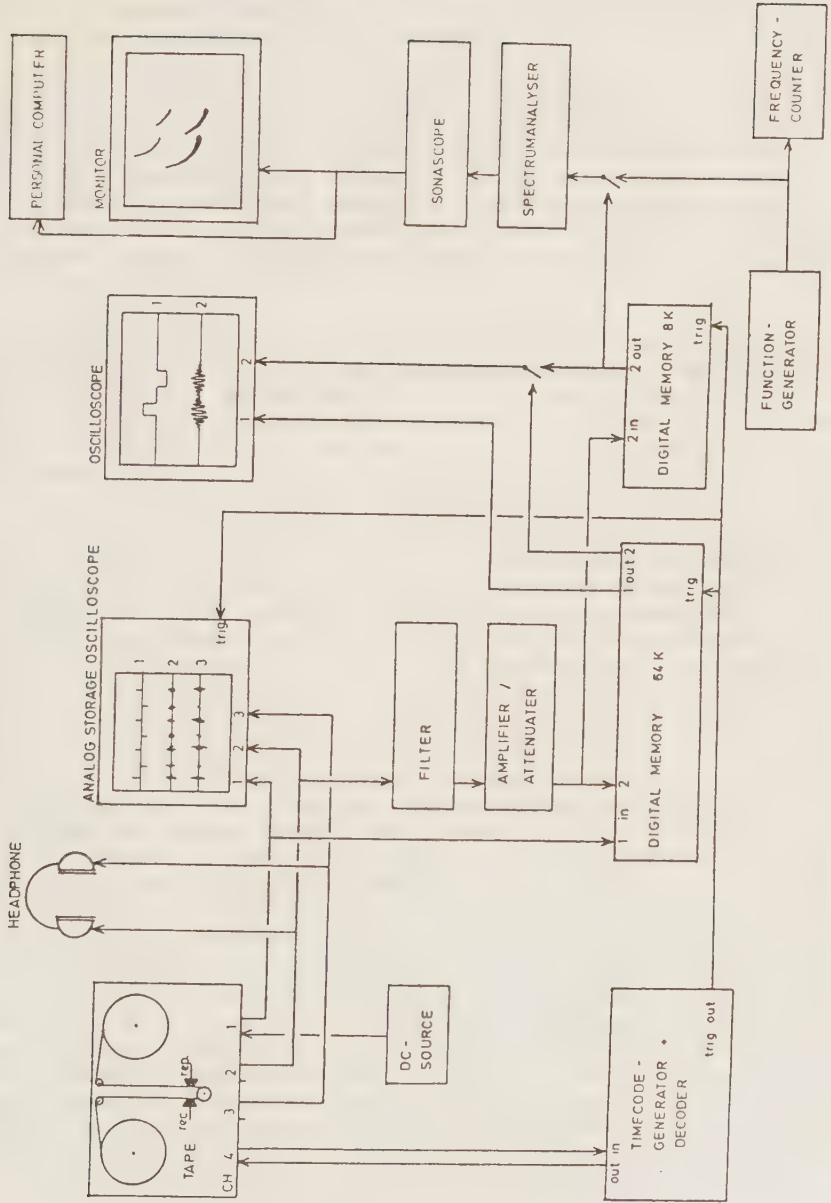


ABBILDUNG 13: Blockdiagramm der verwendeten Analyseapparatur.

Zum Abschluss wurde bei normaler Aufnahmerichtung und -geschwindigkeit auf den vierten Kanal des Kopiebandes ein fortlaufender Zeitcode (Time Code Generator/Translator, Datum Model 9300) registriert, der eine Triggerung von nachgeschalteter Hardware in minimalen Abständen von einer Millisekunden erlaubte.

Für die Auswahl der auszuwertenden Stellen wurde Wert auf eine gute Qualität der Aufnahmen und Unterschiedlichkeit der Verhaltenssituationen gelegt. Ausserdem sollten verschiedene Tiere und nach Möglichkeit verschiedene Jagdgebiete berücksichtigt werden. Die Aufnahmen, die während der Playbackexperimente entstanden, wurden nur qualitativ durchgehört. Für eine quantitative Auswertung war in diesen Aufnahmen jedoch der Rauschpegel zu hoch (*Euderma maculatum*) oder die Signale von Playback und vokalisierenden Tieren waren nicht trennbar (*Lasiurus borealis*).

Um die Zeitmarkierungen der Rufe errechnen zu können, wurden längere Sequenzen von Lauten mit einer niedrigen Abtastrate in einen 64 KByte grossen digitalen Speicher eingelesen (VUKO VK 22-E, Wuntronic, München). Aus dem Triggerzeitpunkt für die Einspeicherung, der eingestellten Abtastrate des AD-Wandlers und dem Adressplatz konnte darauf die genaue zeitliche Lage der Laute errechnet werden. Dieser Zeitpunkt diente in der Folge bei der Verarbeitung im Computer für die Berechnung von Rufabständen und Duty-cycle (vgl. 3.6.2. Softwareanalyse).

In allen Fällen wurden nur die Lautaufnahmen, die mit dem kalibrierten QMC-Mikrophon entstanden waren, zur Auswertung herangezogen. Die in der Amplitude stark modulierten Aufnahmen des Parabolmikrophones (vgl. 5.2. Charakteristika der Aufnahmeapparaturen) wurden nur für die beschriebene Entscheidung über die Zugehörigkeit der Rufe verwendet.

Die Aufnahmen wurden, durch den vorgewählten Zeitcode getriggert, mit einer Abtastrate von 250 kHz in einen 8 KByte grossen digitalen 8 Bit Speicher (gebaut von Dipl. Ing. S. Meyer) eingelesen. Gleichzeitig wurde das Signal, zusammen mit der Aufzeichnung der DC-Markierung, in zwei Kanäle eines digitalen Oszilloskops (VUKO Digitalscope, VKS 22-16, Wuntronic, München) gespeichert. Aus dem Abtasttheorem ergibt sich für die gewählte Wandlereinstellung eine obere auflösbare Frequenzgrenze von 125 kHz. Bei der Speicherung wurde jeweils eine Oktave unterhalb der tiefsten zu erwartenden Signalfrequenz eine Hochpass-Filterung (24 dB / Oktave; KRON-HITE-Filter, Modell 3550) der Aufnahmen vorgenommen. Die Gefahr eines Fehlers in den folgenden Berechnungen von unteren Frequenzen bei hohem Anteil an Umgebungsgeräuschen wurde damit verringert. Die Signale selbst wurden durch die Filterung nicht beeinträchtigt. Die Laute wurden in der Intensität soweit verstärkt (Philips PM5171 Amplifier/Logarithmic Converter) oder abgeschwächt (Integrierte Dämpfungsdekade IDD 1000, Elementa, Nürnberg), dass der Pegel im digitalen Speicher immer denselben Wert behielt. Der Verstärkungsfaktor war entsprechend ein Mass für die Rufintensitäten. Die im digitalen Speicher-oszilloskop sichtbare DC-Markierung erlaubte eine Entscheidung über die Zugehörigkeit der Rufe.

In der Folge wurden die digitalisierten Signale durch einen Spektrum-Analysator (Ubiquitous UA-500, Federal Scientific) nach Frequenzanteilen ausgewertet und mit einem Sonascope (gebaut von Dipl. Ing. S. Meyer) als Sonogramm auf einem Graphikmonitor dargestellt. Der Spektrum-Analysator war auf Analysebereiche von 100 kHz oder 50 kHz (Rufe von *Eudermia maculatum*) eingestellt. Das Frequenzanalysegerät liefert Spektren von 500 Punkten, was einer Frequenzauflösung von 200 Hz resp. 100 Hz entspricht. Das Sonogramm setzte sich aus zeitlich nacheinander folgenden Spektren von 128 Punkten mit 7 Bit Auflösung zusammen. Die Frequenzauflösung reduzierte sich damit auf 781 Hz, die Dynamik im Sonogramm betrug maximal 42 dB. Der in einem Spektrum gemittelte zeitliche Bereich variierte mit der Bandgeschwindigkeit sowie der Abtast- und Ausleserate des digitalen Speichers. Ein Feld von 128 Spektren wurde aus dem Sonascope in einen MS-DOS kompatiblen Rechner (Compaq Portable III) übernommen. Die Übernahme wurde mit einer Assemblerroutine (erstellt von Matthäus Betz) gesteuert und durch eine modifizierte Parallelschnittstelle ausgeführt. Sämtliche anschließenden Berechnungen fanden anhand dieses Datenfeldes statt. Abbildung 13 verdeutlicht die Verschaltung der Analyseapparatur.

3.6.2 Softwareanalyse

Für die Softwareauswertung wurde mit dem Programm ASYST (ASYST Technologies, Keithley Instruments, München) eine eigene Anwendung entwickelt. Für die Übernahme, Berechnung und Kontrolle der einzelnen Rufe und für die anschließende statistische und graphische Auswertung ganzer Rufsequenzen habe ich zwei getrennte Programme geschrieben. Die Programmtexte der Anwendungen umfassen 76 (CALLSYST, Rufübernahme und -berechnung) resp. 91 (TOOLSYST, Sequenzauswertung) Seiten. Die Listings der Programmcodes liegen zur Einsicht im Zoologischen Institut auf.

Im folgenden soll in Kürze zusammengefasst werden, wie die einzelnen Parameter aus den übernommenen Feldern von 128 x 128 Punkten errechnet wurden. Die ersten 10 übernommenen Spektren durften jeweils keine Signalinformation, sondern nur Hintergrundrauschen enthalten. Daraus wurde einerseits ein mittleres Rauschspektrum errechnet, das von den übrigen Spektren subtrahiert wurde. Das Signal konnte so über den ganzen Frequenzbereich gefiltert werden. Ausserdem dienten diese ersten Spektren zur Bestimmung eines mittleren Rauschpegels. Dieses Rauschen wurde mit dem höchsten vorkommenden Pegel zu einem internen Signal/Rausch-Verhältnis umgerechnet. Das Rauschen bildete aber hauptsächlich die Grundlage für einen Schwellenwert, der für die nachfolgenden Entscheidungen über Signalanfang und -ende im zeitlichen und spektralen Bereich herangezogen wurde. Die Rechenroutine ermittelte dann zuerst die in jeder Zeile des Feldes vorhandenen Maximalwerte und erstellte so einen Linienzug höchster über die Frequenz vorkommender Werte. Danach wurde vom Gipfel dieser Darstellung nach links und rechts nach dem ersten Wert gesucht, der (einen wählbaren Betrag) unter dem Schwellenwert lag. Diese Werte wurden durch Multiplikation mit einem Kalibrationsfaktor in oberste [FMA] resp. unterste [FMI] vorhandene Frequenz umgerechnet. In derselben Weise wurde durch Bearbeitung der Spalteninformation der Linienzug höchster Werte über die Zeit extrahiert. Daraus wurden sinngemäss der Rufanfang [T.ANF] und das Rufende [T.END] berechnet.

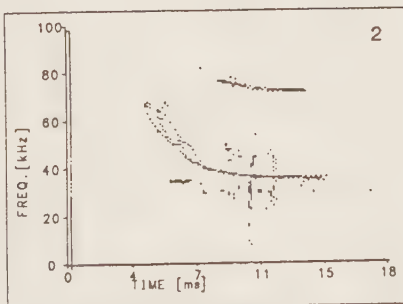
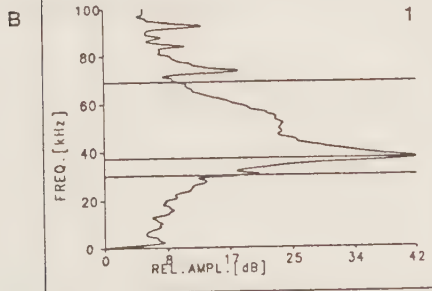
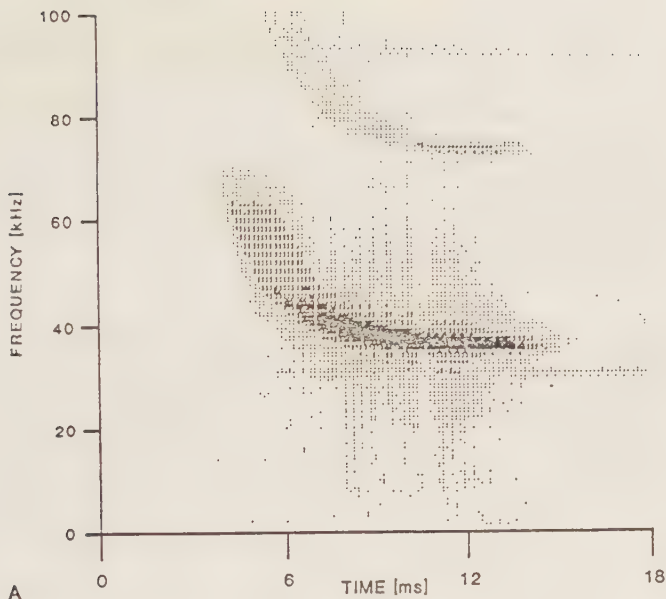
Bei jedem Ruf wurde die automatische Berechnung zusätzlich anhand einer graphischen Darstellung kontrolliert. Abbildung 14B zeigt den Bildschirmausdruck der Kontrollgraphik eines Datenfiles. Die Datei wurde aufgrund des in Abbildung 14A gezeigten Sonagrammes erstellt. Das im Teilbild 2 von 14B erkennbare rudimentäre Sonagramm wurde durch eine Routine berechnet, die ähnlich wie von Goedeking (1983) beschrieben, implementiert wurde. Bei auftretenden Fehlern der Rechenroutine (z.B. T.END bei lauten Echos zu spät) konnte die Lage der Endpunkte im Sonagramm manuell gewählt werden.

ABBILDUNG 14: Der Abbildungstext beinhaltet allgemeine Informationen, die auch für folgende Darstellungen von Sonagrammen und Leistungsspektren Gültigkeit haben!

A) Sonagramm eines Echoortungsrufes von *Lasiurus borealis*. Das Bild besteht im Original aus 128 Spektren mit je 128 Frequenzpunkten. Die 128 möglichen Intensitätswerte (7 Bit), die jeder Bildpunkt annehmen konnte, sind für diese Art der Darstellung auf 4 Klassen reduziert. Die Klassengrenzen verlaufen mit abnehmender Schwärzung 6, 12, 24 und 36 dB unterhalb des Maximalwertes im Sonagramm. Punkte, die mehr als 36 dB unterhalb des Peaks lagen, wurden nicht mehr dargestellt. Die Zeitskalierung ist in allen diesen Abbildungen nur als Anhaltspunkt zu betrachten. Die genaue Dauer der Signale kann nur unter Einbezug einer Kalibrierung aus den Sonagrammen extrahiert werden, da die überlagernde Fensterbildung des Spektrumanalysators eine Zeitverschmierung des Signales bewirkt. Dabei erscheinen vor allem sehr kurze Signale prozentual stärker gedehnt als längere Signale (Bsp. Abbildung 51: Der Ruf in Teilbild A hat eine reale Signaldauer von 10,0 ms, während derjenige in D eine Dauer von 2,2 ms aufweist). Die skalierte Gesamtdauer von 18,0 ms entspricht der realen Länge eines Signales, das sich im Sonagramm über exakt die 128 übernommenen Spektren erstreckt.

B) Bildschirmausgabe einer Kontrolldarstellung eines Datenfiles, das anhand des in A) dargestellten Sonagrammes berechnet wurde. In Feld 1 ist das Leistungsspektrum (Summation aller Spektren (Spalten des Sonagrammes) über die Zeitachse mit nachträglicher Logarithmierung), in Feld 2 der Linienzug höchster Intensität (ein vereinfachtes Sonagramm, das aus der Berechnung der Maxima in jeder Spalte und jeder Zeile des Sonagrammes erhalten wurde) und in Feld 3 die Summation aller Zeilen des Sonagrammes über die Frequenzachse dargestellt (logarithmiert). Das reale Zeitsignal oder dessen Umhüllende wurde nicht übernommen. Der in Feld 3 gezeigte Linienverlauf gibt aber, wenn man sich zusätzlich eine Spiegelung der Linie an der Zeitachse vorstellt, den ungefähren Verlauf der Signalamhüllenden wieder. Da diese aus dem Sonagramm rekonstruiert wurde, sind die Feinheiten der Struktur allerdings nicht mehr identisch mit denen des Originalsignals (vgl. oben erwähnte Zeitverschmierung). Der niedrigste in den Summationen errechnete Wert wurde jeweils in den Darstellungen (in Feld 1 und 3; sowie in allen folgenden Darstellungen von Leistungsspektren und Kalibrationskurven mit dB-Skalierung) auf den Nullwert der Intensitätsachse normiert.

In den Feldern 1 und 3 sind die in der Berechnung gefundenen Begrenzungs- und Maximalwerte als Linien parallel zur Intensitätsachse eingezeichnet. Dies sind in (1) von oben nach unten FMA, FEM und FMI, in (3) von links nach rechts T.ANF, T.PEAK und T.END. Im Textfeld (4) sind Messwerte und Kommentare zu dem Ruf ersichtlich.



File : CDAA12.LB1
 Bandnr: 42
 Trigg: 1012.644 (min sec.ms)
 Ort: PPP, MG Datum: 21.7.86
 Tiere: LB.45 Fokus: LB.45
 Verh: SC
 FMI: 30.4 kHz FMA: 69.5 kHz
 FEM: 37.5 kHz DF: 39.1 kHz
 Harm: 2 DU: 8.2 ms
 INCL: -4.79 kHz/ms
 ABSI: 41.0 dB

4

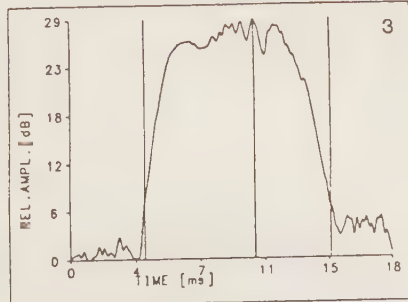


ABBILDUNG 14

In einer Summation über die Zeit mit anschliessender Logarithmierung resultierte das Leistungsspektrum. Der darin vorhandene Gipfel ergab die Frequenz maximaler Energie [FEM]. In entsprechender Weise wurde der Zeitpunkt maximaler Energie [T.PEAK] durch Summation über die Frequenz errechnet. Ausserdem wurde die Bandbreite des Leistungsspektrums 6, 12, 18 und 24 dB unterhalb des Maximums errechnet [BB6 bis BB24]. Bei der Übernahme der Daten musste bereits die Anzahl erkennbarer Harmonischer eingegeben werden. Die relative Intensität (bezogen auf den Maximalwert von FEM) einer entsprechenden Anzahl von Sekundärgipfeln wurde dann aus dem Leistungsspektrum extrahiert.

Aus den ebenfalls bei der Übernahme eingegebenen Triggerzeitpunkten, und der Zugehörigkeitsbezeichnung der Rufe errechnen sich Rufabstand für Rufe desselben Tieres [PD, Pausendauer] und zeitlicher Abstand zwischen Signalen zweier verschiedener Tiere. Die Einstellung des Verstärkungs-/Abschwächungsfaktors, die auch von Hand übertragen werden musste, diente zur Ermittlung einer, nur innerhalb einer Sequenz gültigen, Angabe über die relative Intensität der Signale, in der Folge als ABSI bezeichnet. Mit Hilfe dieser Grunddaten wurden, unter Zuhilfenahme der jeweiligen Kalibrierungsroutinen, die folgenden weiteren Werte berechnet:

T.END - T.ANF	: --->	DU, die gesamte Lautdauer;
T.END - T.PEAK	: --->	TAB, die Dauer abnehmender Intensität im Ruf;
TAB / DURATN * 100	: --->	FP, prozentualer Anteil der Rufdauer mit abfallender Intensität;
DU / PD * 100	: --->	DC, prozentualer Anteil der Gesamtzeit, die mit Signalinformation belegt ist (Duty-cycle);
FMA - FMI	: --->	DF, gesamte Frequenzbandbreite des Rufes;
- (DF / DU)	: --->	INCL, Überstrichener Frequenzbereich pro Millisekunde, Steigung im Sonagram (beachte invertiertes Vorzeichen).

In Abbildung 14B sind die errechneten Werte anhand von Linien eingezeichnet. In Feld 1 von oben nach unten FMA, FEM und FMI, in Feld 3 die Werte T.ANF, T.PEAK und T.END von links nach rechts. In Feld 2 ist eine Reduktion des Sonagrammes auf die Linienzüge höchster Intensitäten dargestellt. Im Textfeld werden Kommentare zu dem jeweiligen Ruf, sowie die exakten Messwerte für FMA, FEM, FMI, DU, DF und ABSI ausgegeben.

3.6.3 Kalibrationen

Kalibration der Aufnahme- und Abspielapparatur:

Frequenzgänge:

Der Frequenzgang der für die Aufnahmen verwendeten Mikrophone wurde mit einem kalibrierten Lautsprecher vermessen. Die Messung erfolgte in einem schallarmen Raum. Ein durchlaufender Frequenzsweep wurde von einem Sweep-Oszillator (HP 3594A) auf den Lautsprecher gegeben, die Ausgangssignale des Mikrophones wurden mit einem parallel zum Sweep laufenden Wave-Analyser (HP 3590A) ausgewertet und auf einem Schreiber ausgegeben (Philips PM8043). Abbildung 15A zeigt den Frequenzgang der beiden verwendeten Mikrophone (I und II) in einer Superpositionsplot mit dem Frequenzgang des Lautsprechers, vermessen mit einem Brüel & Kjaer 1/4'' Mikrophon (ohne Schutzgitter) an einem B&K 2610 Messverstärker (III). Die Nichtlinearitäten in der frequenzabhängigen Empfindlichkeit wurden in der Auswertung nicht weiter berücksichtigt. Der Frequenzgang des verwendeten Bandmaterials ist aus Abbildung 15B ersichtlich. Die Eigenschaften entsprechen den Spezifikationen von RACAL für Instrumentation Tape.

Die Kalibration der Lautsprecher, die für die Abspielexperimente verwendet wurden, konnte vor Ort nicht direkt, sondern nur über kalibrierte Bandaufnahmen erfolgen. Ein Frequenzsweep wurde durch die Lautsprecher mit den verwendeten Verstärkern abgespielt und mit einem B&K 1/4'' Mikrophon (Schutzgitter entfernt) und einem B&K Messverstärker (Type 2204) auf Tonband aufgenommen. Der maximal erreichte Schalldruck betrug für die drei in Pinery Provincial Park verwendeten Hochfrequenzlautsprecher 75, 84 resp. 88 dB SPL, eine Aussage über die Verzerrung bei diesen Schalldrucken kann nicht gemacht werden. Die aufgezeichneten Frequenzsweeps wurden wie die Rufe analysiert. Abbildung 15C zeigt den Frequenzgang der verwendeten Ultraschalllautsprecher. Daraus ist ersichtlich, dass alle drei Lautsprecher die verwendeten Playbacksignale mit einem Hauptfrequenzanteil von 15-60 kHz in vertretbarem Mass reproduziert haben. Harmonische oberhalb etwa 70 kHz wurden von keinem der Geräte verlässlich abgespielt. Abbildung 15D zeigt den beschränkten Frequenzgang des Audiolautsprechers, der für die Abspielexperimente an *Euderma maculatum* verwendet worden ist. Der Frequenzgang ist eher als schlecht zu bezeichnen, die in Echoortungslauten von *Euderma maculatum* vorkommenden Hauptfrequenzanteile sind aber trotzdem verhaltenswirksam reproduziert worden (vgl. 4.3.1. Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase). Hier konnte keine Messung der absoluten Lautstärke vorgenommen werden. Der Pegel wurde jedoch jeweils subjektiv vergleichbar laut zu den realen Vokalisationen eingestellt.

Kalibration der Berechnungsroutinen:

Zur Kalibration der gesamten Anlage wurden ein Leistungsgenerator (Grundig, TG-1000) und ein Frequenzzähler (FU 7226, Special Electronic) eingesetzt. Konstantfrequente Signale von 5 - 95 kHz wurden in 5 kHz-Schritten in den Rechner übernommen und die Frequenzberechnung der Routinen auf den Wert der Frequenzzähleranzeige geeicht. Das Auslesen von Frequenzwerten aus einem Sonagramm war danach direkt ausführbar.

Die Bestimmung von absoluten Zeitwerten aus einer Sonagrammdarstellung ist dagegen schwieriger, da nach einer Frequenzanalyse wie der verwendeten Filterung (oder einer FFT) in einem Sonogramm eine Zeitverschmierung auftritt, die abhängig ist von der Fenstergrösse und der Weite der Fensterüberlappung. Dieser Problematik wurde Genüge getan, indem alle verwendeten Sonagrammdarstellungen mit Signalen bekannter Dauer kalibriert wurden. Mit einem Pulsgenerator (Philips PM5705) und dem Leistungsgenerator erzeugte Tonpulse von 1 - 20 msec Länge wurden in 1 msec-Schritten durch die Hardware analysiert in den Computer übernommen und die errechneten Werte auf die realen Dauern umgerechnet.

Sowohl Frequenz- als auch Zeitberechnungen wiesen Fehler auf, die linear von der Grösse des Wertes abhingen. Durch Mitverrechnung der Gleichungskoeffizienten in der Kalibrationsroutine konnte dieser Fehler eliminiert werden.

In regelmässigen Abständen wurden die gesamten Berechnungen kontrolliert. Dies geschah nach jeweils etwa 500 analysierten Rufen mit den Testpulsen, die für die Kalibration der Berechnungsroutinen verwendet worden waren. Regelmässig wurde ausserdem die berechnete Lautdauer mit dem Signal auf dem Digitaloszilloskop verglichen. Die Frequenzberechnung wurde durch Übernahme eines Sinustones, der mit einem Frequenzzähler geeicht worden war, überprüft.

ABBILDUNG 15: Kalibrationskurven: A) Frequenzgang der verwendeten Mikrophone (II und III) im Vergleich zum Frequenzgang des zur Vermessung verwendeten Lautsprechers (I) (vermessen mit kalibriertem B&K 1/4'' Mikrophon ohne Schutzgitter an Messverstärker B&K 2610). B) Spektrale Empfindlichkeit des Bandmaterials. C) Frequenzgang der drei Ultraschalllautsprecher. D) Frequenzcharakteristik des Audiolautsprechers.

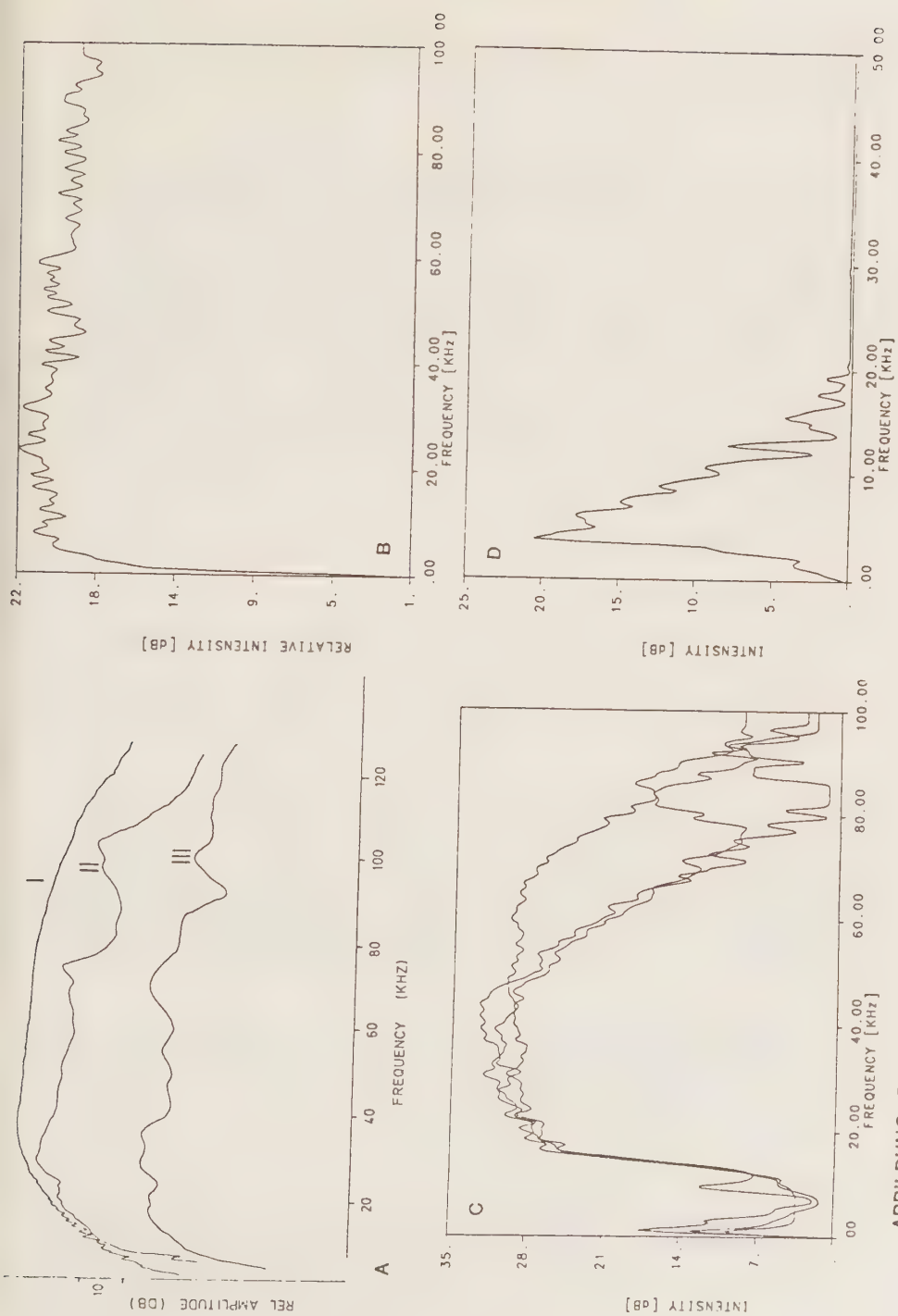


ABBILDUNG 15

3.7 Statistik

3.7.1 Signifikanzgrenzen

Bei den routinemässig ausgeführten statistischen Tests wurde eine Signifikanzgrenze von $p = 0,01$ gewählt. Für die im Text vermerkten Aussagen über die Signifikanzen von Tests, die in Tabellen erscheinen, gilt sogar $p < 0,001$.

Bei allen Vergleichen von Verteilungen und Mittelwerten wurden sowohl der parametrische (T-Test) als auch der nichtparametrische (U-Test) statistische Test ausgeführt. Falls die beiden Tests ein unterschiedliches Resultat bezüglich der Signifikanzgrenze ergaben, wurden die Verteilungen mit dem χ^2 -Test auf Normalität geprüft. Wenn eine Ungleichheit der beiden untersuchten Verteilungen vorlag (eine normalverteilt, die andere nicht), wurde auf eine Aussage über die Signifikanzen verzichtet. Gleichheit der Verteilungen führte zur Übernahme des p-Wertes des entsprechenden Testes (beide normalverteilt --> T-Test; beide nicht normalverteilt --> U-Test).

3.7.2 Verwendete statistische Tests

T-Test zweier Mittelwerte (parametrisch):

Um zwei empirische Mittelwerte einer normalverteilten Grundgesamtheit auf Gleichheit testen zu können, wurde der T-Test angewendet. Dabei wurde von der Annahme ausgegangen, dass die unbekannten Varianzen nicht gleich seien. Der Test wurde nach Sachs (1984; S. 212 ff) programmiert und der erhaltene Testwert mit der in ASYST integrierten t-Verteilung auf Signifikanz geprüft.

U-Test zweier Mittelwerte (nicht parametrisch) von Wilcoxon-Mann-Whitney:

Für den Vergleich von Mittelwerten aus nicht normal verteilten Stichproben wurde der U-Test für Rangaufteilung verwendet. Da in den Häufigkeitsverteilungen meist Messwerte mehrfach vorkommen, muss ein Korrekturwert in den normalen U-Test mit einbezogen werden, der die gehäuft vorhandenen Werte kompensiert (Sachs, 1984; S. 235 ff).

Der U-Test ist ein scharfes nicht parametrisches Prüfverfahren, das allerdings mit zunehmendem Gestaltsunterschied der beiden untersuchten Häufigkeiten unzuverlässige Signifikanzschwellen liefert.

χ^2 -Test auf Normalverteilung:

Um Mittelwerte aus verschiedenen Messreihen statistisch gegeneinander absichern oder voneinander trennen zu können, muss die Art der Verteilung der vorliegenden Häufigkeiten bekannt sein. Als geeignetes Testverfahren wurde der χ^2 -Test zum Vergleich einer empirischen Verteilung mit der Normalverteilung (Sachs,

1984; S. 252 ff) herangezogen. Die Berechnungen wurden ebenfalls in ASYST programmiert und die Testwerte mit der intern vorliegenden χ^2 -Verteilung verglichen.

F-Test zweier Varianzen und Vergleich zweier Variationskoeffizienten:

Um zwei empirische Varianzen auf Gleichheit testen zu können, muss der Koeffizient $\text{Varianz.1} / \text{Varianz.2}$ (wobei $\text{Var.1} > \text{Var.2}$ sein muss) gebildet werden. Der erhaltene Testwert kann mit der F-Verteilung auf Signifikanz geprüft werden (Sachs, 1984; S. 205ff). Dies gibt einen Anhaltspunkt über die Gleichheit von Variabilitäten in den gefundenen Messwerten. Voraussetzung für die Gültigkeit des Tests ist eine Gleichheit der beiden Mittelwerte und eine Normalverteilung der Testwerte.

Als eine Möglichkeit Variabilitäten unabhängig vom Mittelwert zu testen, wurde der Vergleich zweier Variationskoeffizienten ($\text{CV} = \text{Standardabweichung} / \text{Mittelwert}$ [in Tabellen * 100 angegeben -> % des Mittelwertes]) nach Sachs (1984; S. 216) ausgeführt. Der erhaltene Testwert wurde wieder mit der ASYST-internen Normalverteilung verglichen.

Der Variationskoeffizient (CV) erweist sich als ein auf den Mittelwert normiertes, und damit von demselben unabhängiges, Mass der Streuung geeignet für einen Vergleich von Variabilitäten.

Kolmogoroff-Smirnoff-Test:

Zwei vorliegende Verteilungen können mit diesem Test hinsichtlich der Frage beurteilt werden, ob sie einer gemeinsamen Grundgesamtheit entstammen. Bei dem Test werden Unterschiede der Verteilungsform berücksichtigt. Bei allen Mittelwerttests wurde auch dieser Test nach Sachs (1984; S. 228ff) automatisch mitausgeführt. Da sich in der Analyse keine einheitlichen Resultate bezüglich der Verteilungsformen ergaben und ausserdem die Bedeutung für die vorliegende Vergleichsarbeit gering eingestuft wird, sind in der Folge Resultate dieses Test nur gelegentlich in Darstellungen zu sehen.

Korrelationsanalysen:

Zur Prüfung vorhandener Beziehungen zwischen Parametern wurde die ASYST-interne, lineare Korrelationsanalyse ausgeführt. Der Korrelationskoeffizient wurde darauf nach Sachs (1984; S.329) gegen Null geprüft.

4 Resultate

4.1 Einführung

Die 4 Arten unterscheiden sich deutlich im Jagdverhalten, *Euderma maculatum* setzt sich von den übrigen Arten ausserdem auch im Echoortungsverhalten ab. Deshalb sollen zuerst die Resultate von jeder Art isoliert dargestellt werden.

Für die vergleichende Auswertung der Laute werden nicht alle Parameter berücksichtigt. Die Analyse hat gezeigt, dass etwa die im Powerspektrum berechneten Bandbreiten [BB6, BB12, BB18 und BB24] in Abhängigkeit von der Gesamtintensität des Signales in grossen Bereichen streut. Die berechnete Bandbreite (DF) verhielt sich ausserdem in den statistischen Vergleichen wie BB6 oder BB12. Deshalb wurde dieser Wert gewählt, um Aussagen über die Bandbreite der Signale zu machen. Die Anzahl der Harmonischen und damit auch die relative Intensität derselben, änderte sich mit der Intensität der Rufe und der Orientierung des Tieres in Bezug auf das Mikrophon (vgl. 6.1.3. Harmonische Struktur der Echoortungslaute). Die relativen Maxima werden deshalb nicht systematisch besprochen. Auf das Signal/Rausch-Verhältnis, eine reine Aussage über die Aufnahmequalität, wird im weiteren ebenfalls nicht eingegangen. Zusammenfassend eine Aufstellung der Messwerte, die besonders bewertet wurden:

- PD : ---> Pause Duration, zeitlicher Abstand zwischen aufeinanderfolgenden Rufen in ms.
- DU : ---> DUration, Dauer eines Lautes in ms.
- ABSI : ---> ABSolute Intensity, ein Mass für die relative Intensität der Rufe einer Echoortungssequenz (absolut als Kontrast zur relativen Intensität der Harmonischen) in dB.
- FMI : ---> Frequency MINimum, Tiefste im Sonagramm erkennbare Frequenz der ersten Harmonischen in kHz.
- FEM : ---> Frequency of Energy Maximum, Frequenz höchster Energie im Leistungsspektrum in kHz.
- FMA : ---> Frequency MAXimum, Höchste im Sonagramm erkennbare Frequenz der ersten Harmonischen in kHz.
- DF : ---> Delta-Frequency, Bandbreite der ersten Harmonischen im Sonagramm in kHz.
- INCL : ---> INCLination, Frequenzabfall pro Zeitdifferenz resp. Ausprägung der Frequenzmodulation des Signales oder Steigung des Sonagrammverlaufes. Das Vorzeichen wird immer invertiert (d.h. die Steigung ist in allen Rufen negativ!) in kHz/ms.
- DC : ---> Duty-Cycle, prozentualer Anteil der Gesamtzeit, der mit Signalinformation belegt ist in %.
- FP : ---> Fall-Percent, prozentualer zeitlicher Anteil des Rufes, während dessen die Intensität abnimmt in %.

Minima und Maxima sind nur für einige Parameter wie etwa maximale Dauer von Suchrufen oder minimale Dauer von Rufen der Endphase sinnvoll anzugeben. Echoortungsrufe sind als situationsspezifisch eingesetzte Lotsignale in weiten Bereichen von den momentanen Anforderungen abhängig. Übergänge etwa von Suchrufen zu Rufen der Annäherungsphase und zu solchen der Endphase werden durch subjektive Einteilung geschaffen und nur innerhalb dieser Einteilungen sind Extremwerte von Bedeutung, für die Gesamtcharakterisierung der Echoortung sind sie aber von zweifelhafter Aussagekraft. Auf die Spannweite der Wertebereiche wird deshalb nicht regelmässig eingegangen, wo angegeben befinden sich die Werte in geschweiften Klammern {}.

4.2 Gefangene und markierte Tiere

Tabelle 1 summiert die aufgenommenen Daten der gefangenen Tiere. Insgesamt wurden 23 *Eptesicus fuscus* gefangen und markiert, von diesen konnten nur zwei wiedergesehen und deren Rufe aufgenommen werden. Die geringe Zahl war nicht bedingt durch den Einfluss der befestigten Ringe. Wie Resultate des Radiotrackings zeigten, jagten die Tiere immer noch in denselben Gebieten, offenbar hatten sie aber die reflektierende Beschichtung der Ringe abgenagt. Dies bestätigte sich beim Wiederfang eines markierten Tieres, auf dessen Ringen die aufgebrachte Folie zum grössten Teil fehlte. Somit war eine klare Identifikation der fliegenden Tiere nur in den ersten Tagen nach der Markierung möglich. 3 Rufsequenzen mit insgesamt 102 Rufen wurden von 2 markierten Tieren ausgewertet. Die weitaus meisten ausgewerteten Aufnahmen von Echoortungssequenzen von *Eptesicus fuscus* (20 von 23) stammen deswegen von 15, höchstwahrscheinlich verschiedenen, unmarkierten Tieren, die möglichst lang verfolgt wurden. Dabei gelangen von 4 Tieren Aufnahmen in unterschiedlichen Verhaltenssituationen. Der Abstand zwischen den einzelnen Aufnahmen desselben Tieres betrug maximal 3 Minuten. Die Möglichkeit der unbewussten wiederholten Aufnahme des gleichen unmarkierten Tieres kann nicht ausgeschlossen werden, ist aber in Anbetracht der beobachteten Häufigkeit von *Eptesicus fuscus* an den Aufnahmeplätzen als gering zu betrachten.

Von beiden markierten *Euderma maculatum*, die mehrmals am Fangort wiedergesehen wurden, konnten mehrere Lautaufnahmen ausgewertet werden. Von *Euderma maculatum* #12. wurden 5, von *Euderma maculatum* #11. insgesamt 9 Rufsequenzen bearbeitet (N=447 Rufe). Auch hier wurden als Vergleich 23 Aufnahmen von 19 verschiedenen unmarkierten Tieren ausgewertet. Es kann bei dieser Art aufgrund des täglich wiederkehrenden, relativ stereotypen Jagdflugmusters ebenfalls nicht ausgeschlossen werden, dass einige der unmarkierten Tiere unbemerkt wiederholt aufgenommen wurden. Der zeitliche Abstand zwischen der ersten und letzten ausgewerteten Aufnahmesequenz desselben markierten Tieres betrug 27 Tage.

Die weitaus meisten Aufnahmen von markierten Tieren gelangen von der Gattung *Lasiurus*. Von 42 markierten Individuen wurden 16 wiedergesehen (8 von 29 *Lasiurus borealis*, 8 von 13 *Lasiurus cinereus*). Jedes dieser Tiere erschien ausschliesslich an dem Platz wieder, an dem es auch gefangen worden war. Von 6 Tieren jeder Art wurde mindestens je eine Ortungssequenz der beiden Kategorien Einzel- bzw. Gruppenflug zur Auswertung herangezogen. Von *Lasiurus borealis* wur-

den insgesamt 576 Rufe, von *Lasiurus cinereus* total 546 Rufe betrachtet. Zur Auswertung herangezogene Aufnahmen dieser beiden Arten waren in einem maximalen zeitlichen Abstand von 13 Tagen entstanden.

Insgesamt wurden Aufnahmen in der Totallänge von etwa 20 Stunden erstellt. Daraus wurden 4921 Echoortungsrufe ausgewertet, 1671 davon von markierten Tieren.

Von den in Tabelle 1 der Vollständigkeit halber aufgeführten gefangenen Tieren von Arten der Gattung *Myotis* wurden keine Tonbandaufzeichnungen gemacht.

Sowohl in der Gesamtmenge der gefangenen Tiere, als auch in den Aufnahmen sind die männlichen Tiere weit untervertreten. Das vorhandene Datenmaterial erlaubte deshalb keinen aussagekräftigen Vergleich des Ortungsverhaltens der beiden Geschlechter untereinander.

4.3 *Euderma maculatum*

4.3.1 Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase

Die Ortungslaute von *Euderma maculatum* liegen immer mit dem ganzen Spektralbereich der ersten Harmonischen im menschlichen Hörbereich. Die Laute erstrecken sich im Mittel über einen Frequenzbereich (DF) von 7,3 {2,37-13,83} kHz mit einer mittleren oberen Frequenzgrenze (FMA) bei 13,5 {9,8-19,9} kHz und einer mittleren tiefsten Frequenz (FMI) von 6,2 {3,1-8,9} kHz. Die Hauptenergie (FEM) liegt bei 9,3 {7,7-11,6} kHz. Die Dauer (DU) von 704 ausgewerteten Rufen betrug im Mittel 4,6 ms, wobei Werte bis zu 10,6 ms auftraten. Bedingt durch die sehr langen Rufintervalle (PD) von im Mittel 370 ms errechnet sich mit der kurzen Rufdauer ein sehr kleiner Duty-cycle (DC) von nur 1,4%. Abbildung 16 verdeutlicht die Charakteristika der typischen Ortungsrufe anhand eines Sonagrammes (A), der zugehörigen Rufumhüllenden (B) und dem Leistungsspektrum (C). Eine erste Harmonische mit ca. 25 dB geringerer Intensität als die Grundschwingung war gelegentlich in den Sonagrammen und den Leistungsspektren zu erkennen. Einige wenige besonders lange Ortungsrufe zeigten eine dritte Harmonische von höherer Intensität als die zweite und gelegentlich auch eine schwache vierte Oberschwingung. Die weitaus meisten Laute zeigten aber geringe bis keine Anzeichen von harmonischen Obertönen und waren auch von kürzerer Dauer (vgl. Abbildung 17A+B).

Die Echoortungsrufe zeichnen sich durch eine grosse Konstanz der Parameter aus. Die Variationskoeffizienten der zeitlichen Parameter liegen im Bereich unterhalb 20%, diejenigen der Frequenzparameter um oder unterhalb 10%. Damit ist die artspezifische Variabilität von *Euderma maculatum* im Vergleich der 4 untersuchten Arten deutlich am niedrigsten. *Euderma* erweist sich damit in Bezug auf die Variabilität der Parameter seiner Ortungssignale als konservativ (vgl. 7.4. Vergleich der vier Arten).

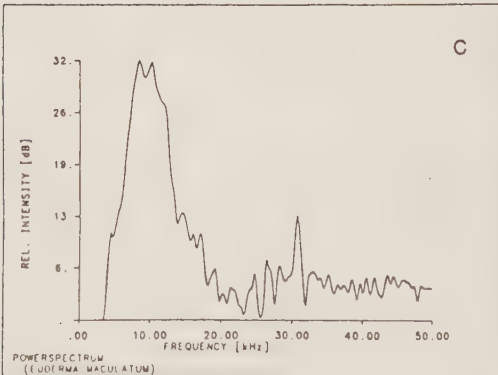
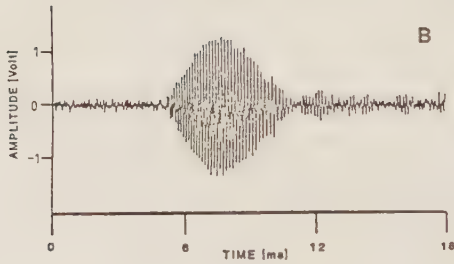
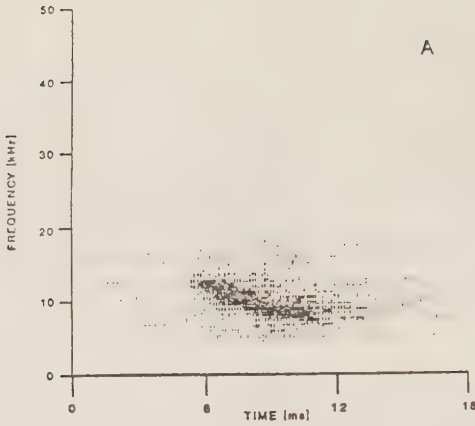


ABBILDUNG 16: Durchschnittlicher Echooruf von *Euderma maculatum*. A) Sonogramm. B) Zeitfunktion des Originalsignals. C) Leistungsspektrum.

ABBILDUNG 16

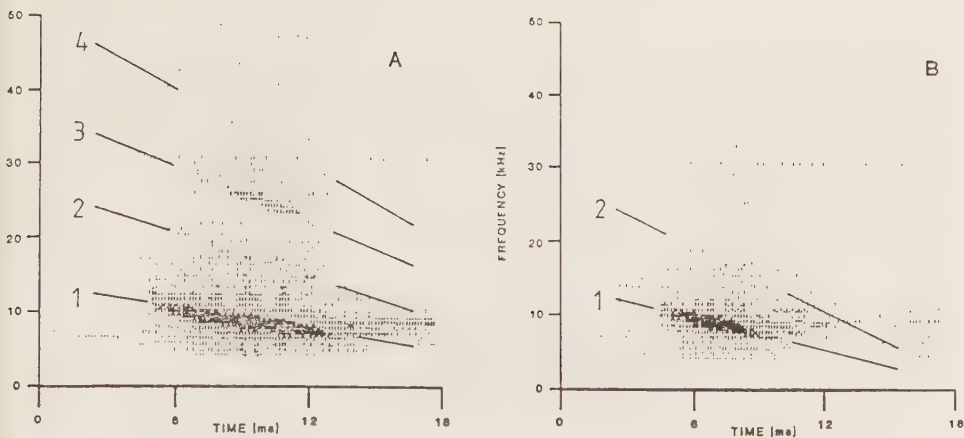


ABBILDUNG 17: Zwei Sonogramme von Vokalisationen von *Euderma maculatum* mit unterschiedlichen Dauern und Anteil der Harmonischen. A) Sonogramm eines besonders langen (6,6 ms) Echoortungsrufes mit 4 erkennbaren Harmonischen. Die dritte ist in diesem Fall lauter als die zweite. B) Sonogramm eines mittellangen Echoortungsrufes (3,5 ms) mit einer schwachen zweiten Harmonischen. Die 1. bis 4., resp. 1. und 2. Harmonischen liegen zwischen den, die Signale verlängernd eingezeichneten, markierten Balken.

In einigen Aufnahmen zeigten sich Doppelrufe. Ein etwas leiserer Ruf folgt in solchen Situationen einem ansonsten identischen ersten Ruf. Die Abstände zwischen zwei Rufen sind nicht immer identisch und variieren zwischen 1 und 8 ms. Das Auftreten der Doppelrufe konnte weder mit einem Verhalten noch mit einem bestimmten Individuum korreliert werden. Doppelrufe treten sowohl einzeln als auch in Serien zu dritt oder viert auf. Abbildung 18 zeigt die Zeitfunktion zweier solcher Rufwiederholungen mit unterschiedlichen Abständen. Das Sonogramm (A) wurde von den Rufen (B) erstellt. Die scheinbare Überlagerung von erstem Rufende und zweitem Rufanfang ist ein Artefakt der mit überlappenden Zeitfenstern arbeitenden Analyseapparatur.

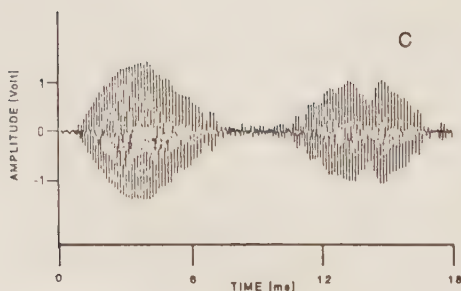
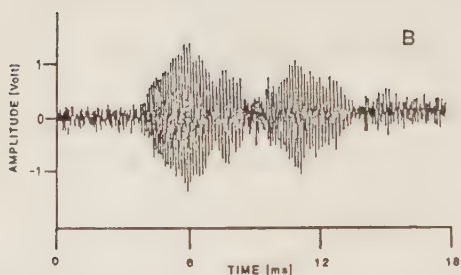
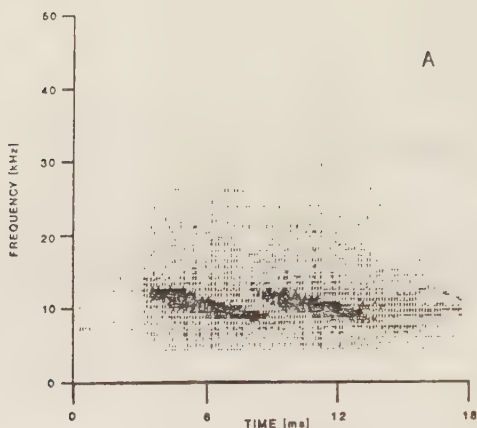


ABBILDUNG 18: A) Sonagramm des in B) als Zeitfunktion dargestellten Doppellautes von *Euderma maculatum*. Überlappungen der Sonagrammstruktur in der Richtung der Zeitachse sind auf die Bildung überlappender Zeitfenster bei der Analyse zurückzuführen. Die zeitlichen Abstände zweier aufeinanderfolgender Rufe können unterschiedliche Werte annehmen. C) zeigt die Zeitfunktion eines Doppellautes mit grösserem zeitlichem Intervall.

ABBILDUNG 18

In zwei Aufnahmesequenzen wurden Rufe gefunden, die vom üblichen Muster der Ortungslaute stark abweichen. Die Rufe lagen in der Frequenz stark unter, in der Dauer hingegen über dem Mittel der anderen Rufe (Abbildung 19A {DU: ca. 50 ms, FEM: 7,1 kHz}, Abbildung 19B {DU: 8,4 ms, FEM: 6,3 kHz}). Beide Laute traten im Rahmen von Interaktionen (IAB) auf, die im nächsten Abschnitt näher beschrieben werden. Verhaltenskontext und Lautparameter weisen darauf hin, dass hier keine Echoortungslaute sondern reine Soziallaute vorliegen. Für die Betrachtung der Variabilität der Ortungsrufe entfallen diese Ausnahmefälle deshalb.

Euderma maculatum wechselt im Verlauf einer Nacht die Jagdareale. Bei dabei auftretenden Transferflügen zwischen entfernteren Gebieten, wird generell die Pulsrepetitionsrate (PRR) erhöht. Schätzungen der Bewegungsgeschwindigkeit weisen daraufhin, dass diese Erhöhung mit einer erhöhten Fluggeschwindigkeit verbunden ist. Dies deckt sich mit der allgemeinen Beobachtung einer erhöhten "commuting flight-speed" gegenüber der "foraging flight-speed" bei Fledermäusen.

4.3.2 Jagd- und Ortungsverhalten; Feeding Buzzes

Euderma maculatum konnte nie direkt bei einer Fanghandlung beobachtet werden. Die wenigen Lautaufnahmen, die, eine Änderung der Lautmuster einschliessend, eine Vermutung auf einen Feeding Buzz rechtfertigen, entstanden mit rein akustischer Peilung auf das Tier, ohne dass es selber sichtbar war. Entsprechend ist das zur Ortung gehörende Verhalten nicht beschreibbar.

Die als Feeding Buzz betrachteten Sequenzen unterscheiden sich von denen anderer Arten im generellen Ablauf. Die Rufe werden im Verlauf der einleitenden Phase kontinuierlich leiser, schmalbandiger und kürzer, erreichen aber nie eine Dauer von weniger als 1,7 ms. Gleichzeitig verkürzen sich die Rufabstände (PD) stark und der DC erhöht sich, erreicht aber mit einem Mittel von 2,4% keinen für einen Ruf der Endphase (FC) zu erwartenden Wert. Die tiefste Frequenz steigt ausserdem an. In den meisten Fällen tritt in der Abfolge eine Unterbrechung der detektierbaren Ortung von etwa 2 Sekunden auf. Diese Pause ist auch bei anderen Arten zu beobachten und kann als Moment der eigentlichen Fanghandlung interpretiert werden. Im Anschluss an diese Pause nimmt aber *Euderma maculatum* nicht sofort die gewohnten Ortungslaute wieder auf. Die Rufabfolge ist vielmehr charakterisiert durch eine im Vergleich zum Beginn inverse Parameteränderung. Die Rufe werden kontinuierlich wieder länger, lauter und breitbandiger. Die PD erhöht sich wieder und der DC sinkt ab. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist unklar, der Mangel an Sichtbeobachtungen erschwert ebenfalls eine Interpretation.

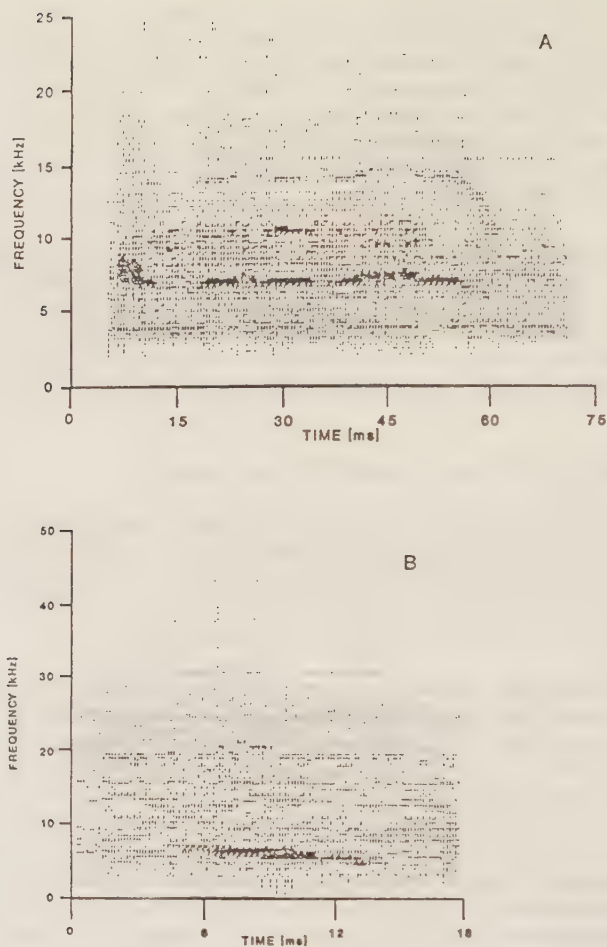


ABBILDUNG 19

ABBILDUNG 19: A) + B) Sonagramme von intensitätsschwachen Vokalisationen von *Euderma maculatum*, die im Verlauf von vokalen Interaktionen ausgesandt worden waren. Die Struktur vor allem von A) weist den Rufen weniger Ortungs-, als vielmehr sozialen Charakter zu.

Der gesamte Verlauf der, zwischen zwei klar erkennbaren Phasen von Suchfluglauten liegenden, Rufänderungen kann zwischen 5 und 7 sec beanspruchen. Abbildung 20 zeigt den Verlauf der wichtigsten Parameter in einer typischen Feeding Buzz-Sequenz. Aus Tabelle 2 sind die Parameter der Rufe von Suchphase (SC) und Endphase (FC) ersichtlich. In der Spalte zwischen den beiden Angaben sind diejenigen Werte mit * markiert, deren Unterscheidung mit mindestens 99,9% gesichert ist. Die Abgrenzung zwischen den beiden Kategorien hatte subjektiv zu erfolgen, da es, wie auch in Abbildung 20 erkennbar, unmöglich ist, eine klare Unterteilung in Suchphase (SP), Annäherungsphase (AP) und Endphase (FB) zu treffen.

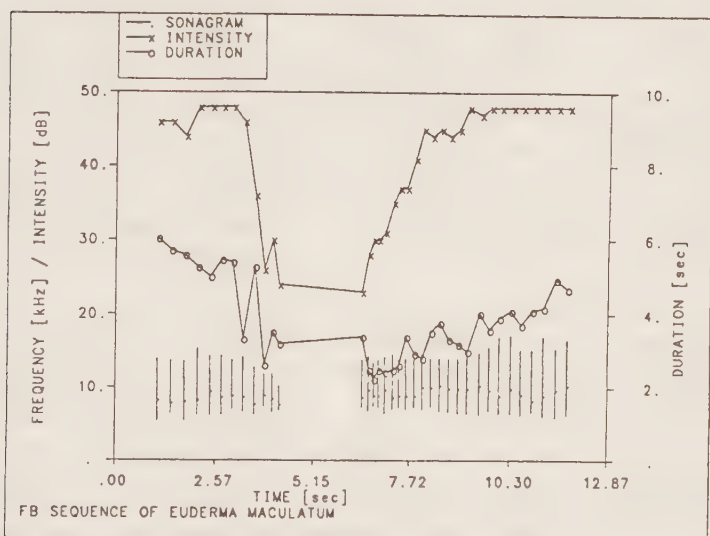


ABBILDUNG 20: Der Abbildungstext beinhaltet allgemeine Informationen, die auch für folgende Darstellungen von Echoortungssequenzen Gültigkeit haben!

Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungsrufen über die Zeit. Dargestellt ist ein Feeding Buzz von *Euderma maculatum*. Die vertikalen Striche mit den Punktsymbolen machen den Frequenzverlauf der Rufe von der höchsten Frequenz (FMA) über die Frequenz maximaler Energie (FEM) (Punkt-Symbol) zur niedrigsten Frequenz (FMI) deutlich. Rufabstände und Rufdauern sind maßstabsgetreu dargestellt. Die zeitliche Lage von FEM wurde, aus der Lautdauer (DU) und dem prozentualen Zeitanteil sinkender Amplitude (FP) errechnet, auf den Zeitpunkt maximaler Intensität im Rufe fixiert. Die durchgezogene Kurve mit Kreuzen (x) verbindet die Werte der Intensitäten (ABSI) für die zugehörigen Sonogramme. Der Nullwert der Intensitätsachsen ist in allen Darstellungen von Echoortungssequenzen fixiert auf die Intensität des leisesten Rufes, der mit der Apparatur auswertbar war. Die Kurve mit Kreisen markiert die Rufdauern (DU) der entsprechenden Signale. Die Linien wurden durchgezogen, um den Verlauf besser erkennbar zu machen, obschon nur diskrete Punkte (die Rufe) vorliegen.

Tabelle 2

PARAMETER	SC	p<0,001 SC-FC	FC	p<0,001 FC-IABC	IABC	p<0,001 SC-IABC
Pausendauer:						
PD [ms] ; MW:	369,69	*	191,24	*	286,14	*
PD [ms] ; SD:	68,87		62,60	*	96,40	*
PD [%] ; CV:	18,63	*	32,73		33,69	*
PD ; N :	682		86		117	
Rufdauer:						
DU [ms] ; MW:	4,55	*	3,76	*	4,58	
DU [ms] ; SD:	,77	*	1,02		,79	
DU [%] ; CV:	16,92	*	27,13	*	17,25	
DU ; N :	704		89		119	
Intensität:						
ABSI [dB] ; MW:	33,02		32,51		34,09	
ABSI [dB] ; SD:	5,21	*	7,34		5,39	
ABSI [%] ; CV:	15,78	*	22,58		15,81	
ABSI ; N :	704		89		119	
Freq. max. Int.:						
FEM [kHz] ; MW:	9,27		9,27		9,24	
FEM [kHz] ; SD:	,68		,80		,68	
FEM [%] ; CV:	7,34		8,63		7,36	
FEM ; N :	704		88		119	
Höchste Freq.:						
FMA [kHz] ; MW:	13,48		13,78		13,63	
FMA [kHz] ; SD:	,84	*	1,41	*	,91	
FMA [%] ; CV:	6,23	*	10,23		6,68	
FMA ; N :	704		89		119	
Tiefste Freq.:						
FMI [kHz] ; MW:	6,20	*	6,73	*	6,16	
FMI [kHz] ; SD:	,54	*	,85		,64	
FMI [%] ; CV:	8,71	*	12,63		10,39	
FMI ; N :	704		89		119	
Bandbreite:						
DF [kHz] ; MW:	7,29		7,05		7,47	
DF [kHz] ; SD:	1,03	*	1,46		1,28	
DF [%] ; CV:	14,13	*	20,71		17,14	
DF ; N :	704		89		119	
Steigung:						
INCL [kHz/ms] ; MW:	1,47	*	2,03	*	1,70	*
INCL [kHz/ms] ; SD:	,40	*	,76	*	,36	
INCL [%] ; CV:	27,21	*	37,44	*	21,18	*
INCL ; N :	704		89		119	
Duty-cycle:						
DC [%] ; MW:	1,43	*	2,37	*	1,74	*
DC [%] ; SD:	,30	*	,99	*	,55	*
DC [%] ; CV:	20,98	*	41,77		31,61	*
DC ; N :	676		86		117	
Proz. Zeit sink. Ampl.:						
FP [%] ; MW:	43,76		44,19		44,97	
FP [%] ; SD:	15,24		17,72		14,84	
FP [%] ; CV:	34,83		40,10		33,00	
FP ; N :	728		89		119	

TABELLE 2: Charakteristika der Echoortungsrufe von *Euderma maculatum* im Einzelflug. SC: Suchrufe, FC: Feeding Buzz Rufe, IABC: Rufe eines Interaktionsbuzz. MW: Mittelwert, SD: Standardabweichung, CV: Variationskoeffizient, N: Anzahl ausgewerteter Signale, die den Werten zugrundeliegen. Alle möglichen statistischen Vergleiche (SC gegen FC, FC gegen IABC und SC gegen IABC) wurden ausgeführt. Ein * steht bei dem Parameter, der im statistischen Vergleich Unterschiedlichkeit zeigt ($p < 0,001$). In den Rufen der Feeding Buzzes konnte keine Annäherungsphase abgetrennt werden. Die Rufparameter sind in Abschnitt 4.1., Einführung in die Resultate, genauer erläutert.

4.3.3 Verhalten bei Begegnung zweier Tiere

Euderma maculatum jagte in den Aufnahmegebieten in der Regel einzeln in ellipsenförmigen Arealen, die von ebensolchen Jagdarealen von Artgenossen umgeben und/oder überlagert waren. Bei Annäherung eines Artgenossen konnten unterschiedlich stark ausgeprägte vokale Interaktionen der beiden Tiere beobachtet werden.

Üblicherweise verhielten sich beide Tiere unauffällig. Nach wenigen Sekunden hatten die Tiere den gegenseitigen Hörbereich verlassen und jagten wieder in ihrem "angestammten" Areal. Die Analyse der Lautparameter zeigt aber, dass während dieser Zeit der gegenseitigen Hörbarkeit mindestens die Frequenzparameter der Rufe variiert werden. Dabei sind zwei Strategien beobachtbar, die aber fließenden Übergänge zeigen.

A) Beide Tiere können die Lage von FEM in statistisch gesichertem Mass ändern (gelegentlich auch von FMA und FMI). Abbildung 21A zeigt den Verlauf der Sonagramme in einer Sequenz. FEM (o resp. x) liegt im Verlauf in deutlich unterschiedlichen Frequenzebenen. Die mittlere Differenz im Bereich der Verschiebung beträgt 1,7 kHz. Am Ende der Sequenz wird erkennbar, dass die Tiere FEM wieder in deckungsgleiche Frequenzbereiche verlagern. Die in die Darstellung eingezeichneten Verläufe der Intensität zeigen hier einen mittleren Abstand von ca. 18 dB, die Tiere dürften sich damit aus dem gegenseitigen Einflussbereich entfernt haben. Abbildung 21B zeigt die Verteilung von FEM beider Tiere über den gesamten analysierten Zeitbereich.

B) Die Variabilität des Parameters FEM kann sich bei vergleichbaren Intensitäten der Rufe und damit bei grosser Flugnähe der Tiere erhöhen, ohne dass sich der Mittelwert von FEM ändert. Abbildung 21C zeigt am Beispiel einer Ortungssequenz eines markierten Tieres (#11.) diesen Sachverhalt. Ein unmarkiertes Tier (B) nähert sich mit konstanter Lage des Parameters FEM dem momentanen Jagdgebiet von #11., entfernt sich daraufhin "ausserhalb des Hörbereiches" von #11. und erscheint hierauf abermals innerhalb desselben. Tier #11. weicht nun in keiner der Phasen vom Mittel seines verwendeten Parameters FEM ab. Eine Erhöhung der Variabilität (SD) dieses Parameters während der Hörbarkeit des unmarkierten Tieres kann aber mit einer Sicherheit von 97,5% ($p=0,0247$) nachgewiesen werden. In einer Gegenüberstellung der Verteilungen von FEM in den beiden Phasen Einzelflug resp. Gruppenflug (Abbildung 21D) ist diese Aussage verdeutlicht.

Unter bestimmten Voraussetzungen verlaufen Begegnungen zwischen zwei Tieren in einem weniger gleichförmigen Mass. Das eine Tier steigert die PRR (Abbildung 22A), es kommt zu einer deutlichen vokalen Interaktion. Diese Beobachtung wurde von Leonard & Fenton (1982) bereits als interaction buzz (IAB) beschrieben. Im Verlauf des dargestellten IAB erhöht wiederum das eine Tier FEM sowie auch FMA die Rufintensität (ABSI) sinkt tendenziell eher ab. Das zweite Tier verharrt in der alten Rufcharakteristik. Dieses Verhalten ist nur beobachtbar, wenn beide Tiere über längere Zeit (hier ca. 10 sec) im gleichen räumlichen Gebiet (ABSI vergleichbar) fliegen. Die als Buzz auffallende Erhöhung der PRR führt bei beibehaltener DU zu einem erhöhten DC. Ansonsten unterscheiden sich die IAB-Rufe (IABC) von normalen Suchrufen (SC) lediglich in der Steigung signifikant ($p < 0,001$). Tabelle 2 fasst auch die Daten dieses Rufverhaltens zusammen. Die Resultate der statistischen Vergleiche zu SC und FC sind in entsprechenden Spalten mit * markiert, falls eine Unterscheidung mit 99,9% Sicherheit möglich ist.

Abbildung 23 zeigt die Mittelwerte von IABC und FC als Modellsonagramm mit Angabe der Streubreite. Der Mittelwert der SC ist nicht eingezeichnet, da sich dieser kaum von dem der IABC unterscheidet.

ABBILDUNG 21: A) Echoortungsrufe zweier *Euderma maculatum* im Verlauf einer Begegnung. Kleine Symbole (x und o) markieren in den Rufen die Lage der Frequenz maximaler Energie (FEM) der beiden Tiere, grosse Symbole (X und O) markieren die Intensität (ABSI) der entsprechenden Rufe. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

B) Histogramm der Verteilung von FEM in der in 21a dargestellten Echoortungssequenz. In der rechten oberen Ecke sind Mittelwert (m^*), Standardabweichung (s^*), Anzahl zugrundeliegender Werte (N) sowie Klassenbreite (WIDTH, in kHz) der Verteilung vermerkt, die mit ausgefüllten Balken dargestellt ist. Rechte untere Ecke: Entsprechende Charakterisierung der nicht ausgefüllten Verteilung. Die Ordinaten geben links die absolute und rechts die relative Anzahl der Elemente pro Klasse an.

C) Verlauf von Frequenzgehalt und Intensität von Echoortungsrufen über die Zeit, in einer Sequenz, in der nicht der Mittelwert des Parameters FEM, aber dessen Standardabweichung während der Präsenz des Artgenossen geändert wurde. Die Rufe des Tieres B bewegten sich kurzzeitig ausserhalb des analysierbaren Intensitätsbereiches. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

D) Verteilung von FEM während der Zeitspanne, in der das zweite Tier nicht hörbar ist (nicht ausgefüllte Histogramme), im Vergleich zu der Verteilung von FEM in der Zeit, während der Sonagramme des zweiten Tieres, in 21c eingezeichnet sind (ausgefüllte Histogramme). Bei identischen Mittelwerten (m^* und m) in beiden Phasen ist die Standardabweichung grösser, wenn das zweite Tier hörbar ist ($s^* > s$, $p = 0,024$). Ein Vergleich der Variationskoeffizienten ergibt eine Sicherheit von $p = 0,029$ für eine Trennung der beiden Variabilitäten.

ABBILDUNG 21

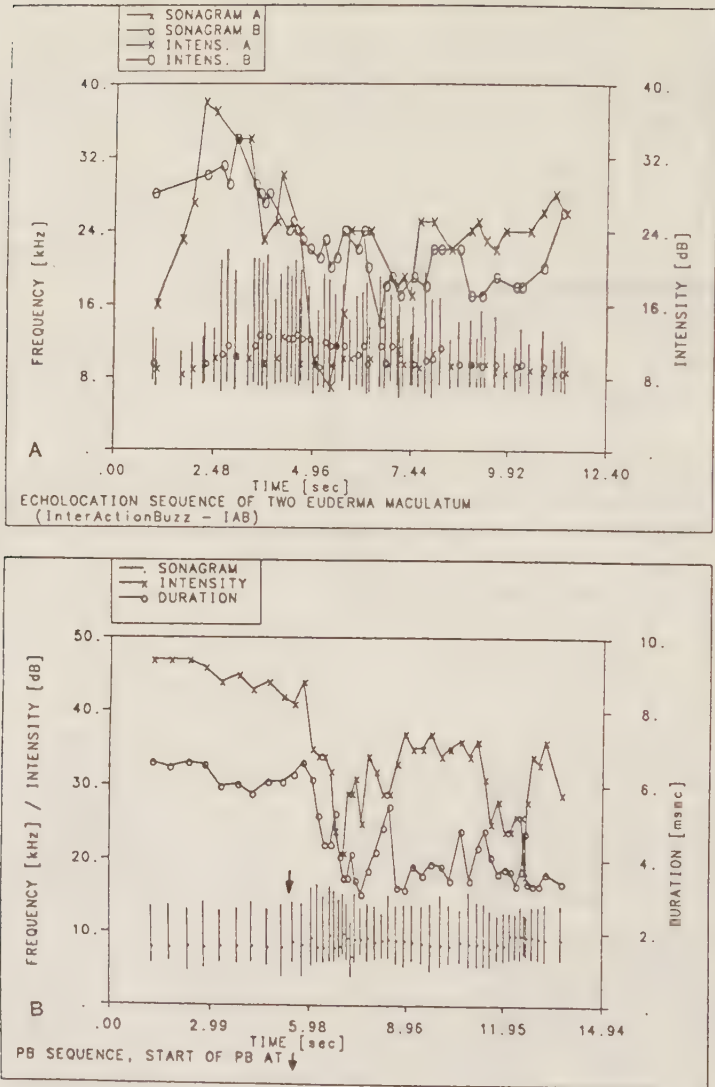


ABBILDUNG 22: Unterschiedlich ausgelöste vokale Interaktionen von *Euderma maculatum*: A) Verlauf von Frequenzgehalt und relativer Intensität von Echoorungsrufen über die Zeit. Dargestellt ist ein interaction buzz (IAB) zwischen zwei sich begegnenden Tieren. Beide Tiere steigern die Pulsrepetitionrate (PRR). Tier B erhöht hier zusätzlich die Frequenz maximaler Energie (Symbol o in den Sonagrammen) und die höchste Frequenz in den Rufen.

B) Sonagramme des Ortungsverhaltens einer unmarkierten *Euderma maculatum* als Reaktion auf das Abspielen (PB) von Ortungsrufen von Tier #11.. Das PB setzte bei der mit Pfeil markierten Stelle ein. Während zwei aufeinanderfolgenden Annäherungen an den Lautsprecher erhöht das Tier die PRR kurzzeitig. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

AVG. SONOGRAMS OF EUDERMA MACULATUM ALL ANIMALS, A: IABC ($\pm$ SC), B: FC

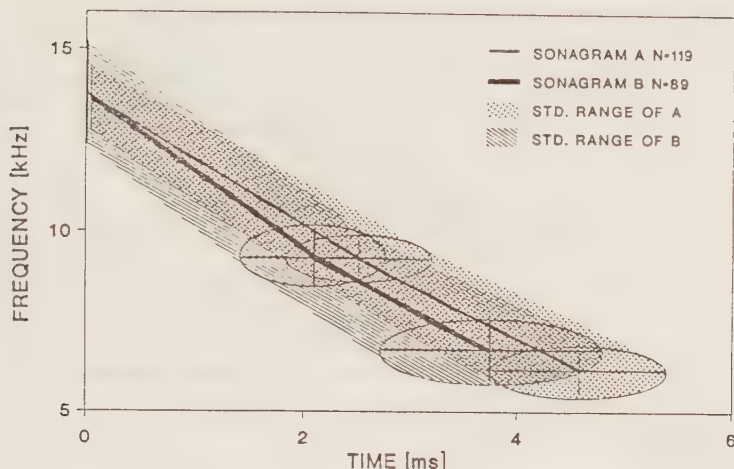


ABBILDUNG 23

ABBILDUNG 23: Der Abbildungstext beinhaltet allgemeine Informationen, die auch für folgende Darstellungen von Mittelwertsonogrammen Gültigkeit haben!

Modellhaft werden die Mittelwerte (MW) der Rufparameter und deren Standardabweichungen (SD) zu einem Mittelwertsonogramm zusammengestellt. [Höchste Frequenz = FMA, Rufdauer = DU, prozentuale Dauer abnehmender Intensität im Ruf = FP, Frequenz maximaler Energie = FEM, tiefste Frequenz = FMI]. Der Rufanfang in den Sonogrammen wird auf $x=0$, $y=FMA (\pm SD)$ fixiert. Die Rufmitte wird durch $x=[DU-(DU*FP/100)] (\pm SD)$ [dies entspricht der zeitlichen Lage der maximalen Intensität im Signal], $y=FEM (\pm SD)$ und das Rufende durch $x=DU (\pm SD)$, $y=FMI (\pm SD)$ bestimmt. Es ist zu beachten, dass dies eine graphische Darstellung der Messwerte ist, die nicht mit der realen Form (Kurvenverlauf) der Sonogramme übereinstimmen muss, da nicht in allen Fällen FEM auch mit dem Zeitpunkt maximaler Intensität im Ruf übereinstimmt! In einigen Fällen, besonders bei sehr kurzen Signalen, erscheint deshalb der Eindruck, der Verlauf der Mittelwertsonogramme sei nach unten gebogen, was aber nie der Realität in Originalsonogrammen entspricht!

Die Ellipsen umreißen den Bereich der SD im Zeit- und Frequenzbereich. Da der Rufanfang auf $TIME=0$ gelegt wurde, ergibt sich für diesen Wert keine zeitliche Standardabweichung! Die innerhalb der Standardabweichungen liegenden Bereiche wurden verbunden und sonogrammspezifisch gemustert. Diese, als Standardbereiche (STD.RANGE) bezeichneten Flächen, wurden gekennzeichnet, um die Überlappung der Bereiche, innerhalb deren die Sonogrammverläufe variieren können deutlicher hervorzuheben. Die hinter der jeweiligen Sonogrammbezeichnung stehenden Zahlen (N) geben die Anzahl der Signale an, die für die entsprechende Darstellung ausgewertet wurden.

Rufe von *Euderma maculatum*: Sonogramm A: Darstellung der gemittelten Rufparameter von Rufen eines Interaktionsbuzzes (entspricht statistisch den Suchrufen), Sonogramm B: gemittelte Rufparameter von Rufen der Endphase. Zahlenwerte sind aus Tabelle 2 zu entnehmen.

4.3.4 Resultate der PB-Versuche

Ein Verhalten, das mit dem oben beschriebene IAB vergleichbar ist, liess sich auch mit PB's (Playbacks) von Ortungsrufen eines anderen Tieres (#11.) auslösen. Die Reaktion auf PB's zeigte sich dabei ähnlich differenziert wie die Reaktion auf reale Artgenossen. Falls sich das Versuchstier zum Zeitpunkt des Beginns des PB's in einer Entfernung von mehr als etwa 10 m vom Lautsprecher befand, reagierte es meist durch Wegfliegen unter geringer Erhöhung der PRR. Diese Erhöhung kann kaum als IAB bezeichnet werden, da *Euderma maculatum* auch bei normalem Transferflug eine erhöhte PRR zeigt. Nur in wenigen Fällen, in denen das PB einsetzte als die Fledermaus genau über dem Lautsprecher flog, verblieb das Tier, unter wiederholten Äusserungen von IAB's im engen Bereich seiner ursprünglichen Flugposition, bevor es sich dann doch entfernte. In Abbildung 22B ist andeutungsweise erkennbar, dass auch hier die PRR vor allem kurz nach Einschalten des PB's (Pfeil) ansteigt, bei der zeitweiligen Entfernung vom Lautsprecher (Annäherung an Aufnahme-position, ABSI erhöht sich !) wieder absinkt, sich bei einer erneuten Annäherung aber wiederum erhöht. Das Flugverhalten der Tiere muss in einigen dieser Situationen als Verharren, Schweben oder "hovering" bezeichnet werden. Keines der Versuchstiere attackierte dabei die Lautsprecher, es blieb immer bei einer vokalen Interaktion.

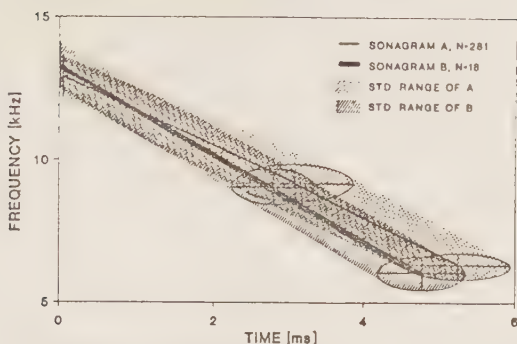
4.3.5 Verhaltensspezifische Signaleigenschaften

Vergleicht man die Rufparameter der beiden markierten Tiere resp. aller aufgenommenen Tiere für die beiden Fälle Einzelflug oder Gruppenflug, zeigen sich deutliche Unterschiede.

Euderma maculatum #11. verkürzt seine Rufe hauptsächlich, die Sonagramme werden dadurch bei leicht erhöhter Bandbreite steiler, wenn Artgenossen hörbar sind. Ansonsten lassen sich keine statistisch gesicherten ($p < 0,001$) Änderungen der Rufcharakteristika nachweisen. Die Variabilität der Rufe bleibt für alle Parameter identisch. Abbildung 24A zeigt die Mittelsonagramme der beiden Vergleichsklassen. Zu beachten ist die geringe Anzahl an verfügbaren Rufen für die Klasse Gruppenflug. Das zweite markierte Tier, #12., erhöhte zwar die aus den Sonagrammen ersichtliche Steigung seiner Rufe ebenfalls. Es tat dies aber nicht durch Verkürzen von DU, sondern durch deutliches Erhöhen der DF, indem FMI tendenziell abgesenkt und FMA signifikant angehoben ($p < 0,001$) wurden. Diese beiden Änderungen waren auch bei #11. erkennbar, aber nicht signifikant. #12. hebt ausserdem FEM signifikant an, während #11. diesen Parameter tendenziell absenkt (Abbildung 24B). Zudem senkt #12. PD deutlich ab, was zu einem erhöhten DC führt. Auch dieses Tier ändert die Variabilität seiner Rufe nicht, ausser diejenige von DU und FMI.

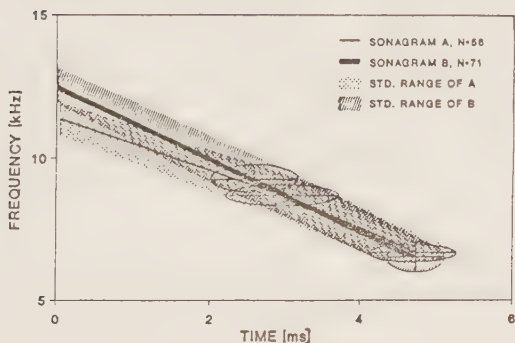
A

AVG. SONAGRAMS OF EUDERMA MACULATUM
ANIMAL #11. SC; A:SINGLE, B:GROUP FLIGHT



B

ANIMAL #12. SC; A:SINGLE, B:GROUP FLIGHT



C

ALL ANIMALS SC; A:SINGLE, B:GROUP FLIGHT

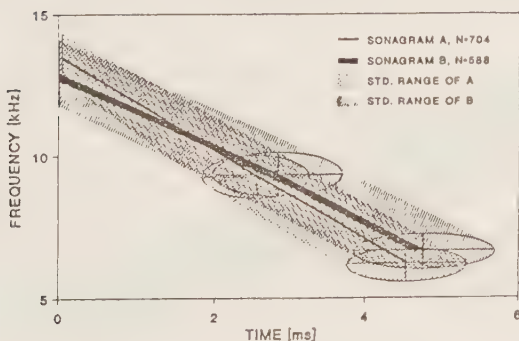


ABBILDUNG 24: Mittelwertsonagramme von Rufen von *Euderma maculatum*. In Teilbild A) werden die Ruffdaten von Tier #11. im Einzelflug (Sonagramm A) denjenigen im Gruppenflug (Sonagramm B) gegenübergestellt. In Teilbild B) ist dieselbe Kombination für Tier #12. aufgeführt. Teilbild C) zeigt Mittelwertsonagramme sämtlicher ausgewerteter Rufe von markierten und unmarkierten Tieren im Einzelflug (Tiere allein fliegend; Sonagramm A) im Kontrast zu den Mittelwerten aller ausgewerteten Rufen im Gruppenflug (Artgenosse in der Nähe, Intensitätsdifferenz der Laute auf Band < 20 dB; Sonagramm B). Die drei Darstellungen beinhalten nur Daten von Suchrufen. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23).

ABBILDUNG 24

Im Vergleich dieser Daten mit den zusammengefassten Resultaten aller aufgenommenen Tiere zeigt sich erstaunlicherweise überhaupt keine Übereinstimmung. Im Mittel aller Tiere wird die PRR nicht erhöht, die Rufe werden länger, DF wird durch Erniedrigung von FMA und Erhöhung von FMI verkleinert, und damit wird auch die Steigung der Rufe (INCL) erniedrigt. Ausserdem erhöhen sich die Variabilitäten von PD, FMI, DF, DC und der Zeitspanne abfallender Intensität (FP) deutlich. Für alle diese Aussagen gilt $p < 0,001$. Abbildung 24C zeigt die Mittelsonagramme dieses Vergleiches. Die beiden markierten Tiere heben sich damit als Individuen, in Bezug auf das speziellen Verhalten bei Anwesenheit von Artgenossen, vom Mittel aller untersuchten *Euderma maculatum* ab.

4.3.6 Individuenspezifische Signaleigenschaften

Bereits im Vergleich des Verhaltens der beiden Tiere in Abhängigkeit von der Anwesenheit von Artgenossen lassen sich Unterschiede zwischen den beiden Tieren nachweisen. Stellt man die Suchrufe beider Tiere in der Verhaltenskategorie Einzelflug gegenüber, so tritt klar hervor, dass sich die beiden markierten Tiere in sämtlichen verglichenen Parametern (ausser FP) mit einer Signifikanz von $p < 0,0001$ unterscheiden. In Abbildung 25 ist diese Tatsache graphisch klar ersichtlich dargestellt. Tier #12., das kürzere Rufe verwendete, die in allen Frequenzparametern (ausser FMI) tiefer liegen, als diejenigen von Tier #11., war männlich und hatte ein Gewicht von 16,2 g. Beim anderen Tier handelte es sich um ein leicht schwereres (16,9 g) Weibchen.

AVG. SONOGRAMS OF EUDERMA MACULATUM
SC SINGLE FLIGHT ; A: #11, B: #12.

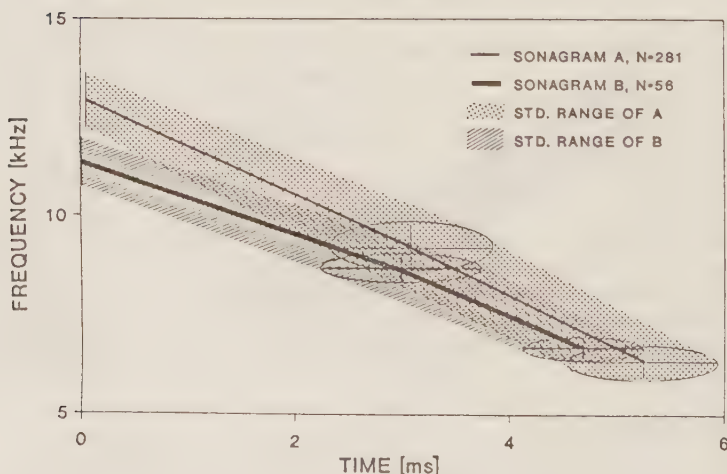


ABBILDUNG 25: Mittelwertsonagramme von Suchrufen von *Euderma maculatum* #11. (Sonogramm A) in Gegenüberstellung zu denen von Tier #12. (Sonogramm B). Die statistischen Vergleiche ergeben gesicherte Unterschiede ($p < 0,0001$) für alle Parameter ausser für die Zeit sinkender Amplitude (FP). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23).

4.4 *Eptesicus fuscus*

4.4.1 Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase

Eptesicus fuscus ortet immer mit für das menschliche Ohr nicht wahrnehmbaren Lauten. Einzig bei Endphasen der Ortung (FB) ist gelegentlich ein leises Brummen zu vernehmen, was aber nicht dem Frequenzgehalt der Echoortungslaute entspricht. Vielmehr hört man bei diesen sehr kurzen Lauten die Umhüllenden der Signale als Geräusch.

Insgesamt wurden 289 Echoortungsrufe der Suchphase (SP) von *Eptesicus fuscus* in Einzelflug ausgewertet. Dazu kommen 601 Suchrufe (SC) in Gruppenflug, 104 Rufe der Annäherungsphase (AC) sowie 104 Rufe der Endphase (FC). Die Suchlaute der Tiere lagen mit der Hauptenergie (FEM) im Mittel bei 27,5 [23,7-31,6] kHz, die höchste Frequenz (FMA) lag bei 42,6 [31,2-64,0] kHz während die niedrigste Frequenz (FMI) bei 22,6 [17,7-28,4] kHz lag. *Eptesicus* überstreicht damit mit seinen Rufen eine mittlere Bandbreite (DF) von 20,0 [8,7-41,9] kHz. Die mittlere Dauer (DU) der SC beträgt 10,4 ms, der höchste gemessene Wert betrug 17,6 ms. Zusammen mit einem Rufabstand (PD) von im Mittel 131,3 ms errechnet sich daraus ein gemittelter Duty-Cycle (DC) von 8,3%. Die Rufe fallen mit einer Steigung (INCL) von 2,0 ms/kHz in der Frequenz ab. Tabelle 3 fasst die Lautparameter der SC mit den entsprechenden statistischen Werten zusammen. Abbildung 26 zeigt ein Sonagramm (A) mit dazugehöriger Zeitfunktion (B) und dem Leistungsspektrum (C) eines typischen SC von *Eptesicus fuscus*.

Die meisten Signale von *Eptesicus fuscus* zeigen eine deutliche zweite Harmonische, bei einigen ist auch eine dritte Harmonische sichtbar. Weitere evtl. vorhandene Oberschwingungen lagen ausserhalb des Analysebereiches von 100 kHz. Die erste Harmonische zeigte immer die grösste Intensität, gefolgt von der ca. 20 dB leiseren zweiten und der nochmals um ca. 15 dB leiseren dritten Harmonischen. Eine dritte Harmonische die lauter war als die zweite (vgl. 4.3.1 Charakteristika der Ortungsrufe der Suchphase) konnte nie beobachtet werden.

Die Variabilitäten der Lautparameter von *Eptesicus fuscus* im Einzelflug liegen allgemein etwas höher als es für *Euderma maculatum* der Fall war. Die Variationskoeffizienten (CV) der zeitlichen Parameter liegen im gesamten nahe bei oder über 20%. Diejenigen für die Frequenzparameter sind sehr uneinheitlich. Während CV für FEM den geringsten überhaupt jemals errechneten Wert aufweist (3,1%), liegen die Werte für FMI und FMA etwas höher (10,3% resp. 6,2%). Der Variationskoeffizient von DF liegt sogar bei 23%. Damit kommt zum Ausdruck, dass *Eptesicus fuscus* sehr konstant im Einhalten der mittleren FEM ist, die umgebenden Frequenz- und Zeitparameter aber in mittlerem Umfang variiert.

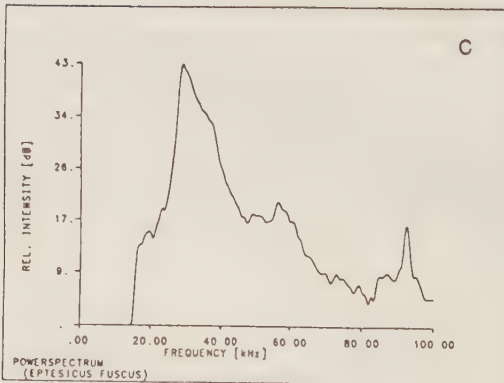
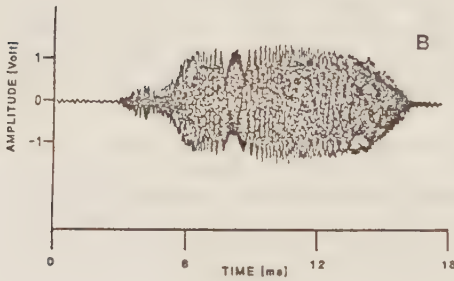
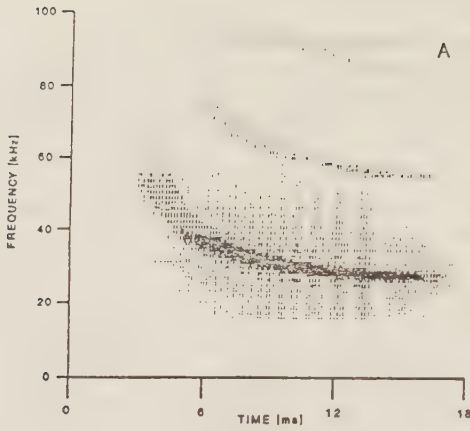


ABBILDUNG 26: Sonogramm (A), Umhüllende (B) und Leistungsspektrum (C) eines häufig gefundenen Orungslautes von *Eptesicus fuscus*.

ABBILDUNG 26

PARAMETER	SC	p<0,001 Einzel- Gruppe	AC	p<0,001 Einzel- Gruppe	FC	p<0,001 Einzel- Gruppe
Pausendauer:						
PD [ms] ; MW:	131,28		26,14		6,48	
PD [ms] ; SD:	36,58		21,01		1,50	
PD [%] ; CV:	27,86		80,37		23,15	>
PD ; N :	277		104		104	
Rufdauer:						
DU [ms] ; MW:	10,39		3,36	>	1,56	
DU [ms] ; SD:	1,81		1,65	>	,42	
DU [%] ; CV:	17,42		49,11	>	26,92	>
DU ; N :	289		104		104	
Intensität:						
ABSI [dB] ; MW:	32,78	>	18,63		11,06	
ABSI [dB] ; SD:	5,89		4,70		4,06	
ABSI [%] ; CV:	17,97	<	25,23		36,71	
ABSI ; N :	289		104		104	
Freq. max. Int.:						
FEM [kHz] ; MW:	27,51	<	27,14		22,15	
FEM [kHz] ; SD:	,86	<	2,07		2,16	
FEM [%] ; CV:	3,13	<	7,63		9,75	
FEM ; N :	289		104		104	
Höchste Freq.:						
FMA [kHz] ; MW:	42,59	<	39,24		30,78	
FMA [kHz] ; SD:	4,38		3,84		2,77	
FMA [%] ; CV:	10,28		9,79		9,00	
FMA ; N :	289		104		104	
Tiefste Freq.:						
FMI [kHz] ; MW:	22,62		21,21		16,64	
FMI [kHz] ; SD:	1,40	<	2,29		1,51	
FMI [%] ; CV:	6,19	<	10,80		9,07	
FMI ; N :	289		104		104	
Bandbreite:						
DF [kHz] ; MW:	19,98	<	18,03		13,91	
DF [kHz] ; SD:	4,59		4,15		3,28	
DF [%] ; CV:	22,97		23,02		23,58	
DF ; N :	289		104		104	
Steigung:						
INCL [kHz/ms] ; MW:	2,03	<	6,64	<	9,76	
INCL [kHz/ms] ; SD:	,52	<	2,24		2,52	
INCL [%] ; CV:	25,62		33,73		25,82	
INCL ; N :	289		104		104	
Duty-cycle:						
DC [%] ; MW:	8,26		17,10		24,43	
DC [%] ; SD:	1,76		9,20		6,75	
DC [%] ; CV:	21,31		53,80		27,63	
DC ; N :	276		104		104	
Proz. Zeit sink. Ampl.:						
FP [%] ; MW:	38,97		28,44	>	20	
FP [%] ; SD:	14,06		11,94		14,61	
FP [%] ; CV:	36,08		41,98		73,05	
FP ; N :	289		104		104	

TABELLE 3: Charakteristika der Echoortungsrufe von *Eptesicus fuscus* im Einzelflug. SC: Suchrufe, AC: Rufe der Annäherungsphase, FC: Feeding Buzz Rufe, MW: Mittelwert, SD: Standardabweichung, CV: Variationskoeffizient, N: Anzahl ausgewerteter Signale, die den Werten zugrundeliegen. Ein < oder > gibt bei dem Parameter, der sich im Einzelflug vom Gruppenflug (Werte nicht aufgeführt) unterscheidet ($p < 0,001$), die Richtung der Differenz an. Lesebeispiel, erster Vergleich 5. Spalte: Die aufgeführte Rufdauer (DU) von Rufen der Annäherungsphase (AC) im Einzelflug ist signifikant grösser als in entsprechenden Rufen im Gruppenflug (nicht gezeigt).

4.4.2 Ortungsverhalten bei und nach Feeding Buzz

In der täglichen Hauptaktivitätszeit von etwa 30 - 45 Minuten, in denen *Eptesicus fuscus* in grosser Zahl am Aufnahmeort jagte, wurden sehr viele als Fanghandlungen interpretierbare Echoortungsrufsequenzen aufgenommen. Davon wurden insgesamt 7 ausgewertet. Die Eigenschaften der Signale ändern sich im Verlauf eines Feeding Buzz eigentlich auch hier kontinuierlich. Eine subjektive Einteilung in zwei Phasen ist hier aber deutlich besser durchführbar als für die zuerst besprochene Art. Abbildung 27 zeigt den Frequenz-, Intensitäts- und Zeitverlauf einer typischen Feeding Buzz-Sequenz. Die Abgrenzung der Bereiche von Annäherungsphase (AP) und Endphase (FB) von der Suchphase (SP) sind in dem Beispiel eingezeichnet. In Tabelle 3 sind die gemittelten Echoortungsrufrparameter der beiden Phasen AP und FB neben den Daten der SC angegeben.

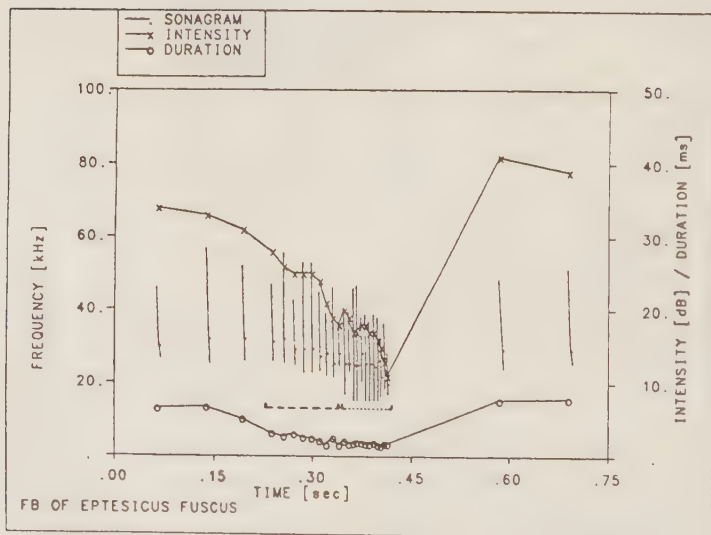


ABBILDUNG 27: Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungsrufen über die Zeit in einer Feeding Buzz-Sequenz von *Eptesicus fuscus*. Die gestrichelt unterlegten Rufe wurden als Rufe der Annäherungsphase, die gepunktet unterlegten als Rufe der Endphase klassiert. Die übrigen Rufe fallen in die Gruppe Suchrufe. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

Die Rufe werden in der AP gering schmalbandiger bleiben im Mittel aber im selben Spektralbereich wie die SC. Die Laute werden kürzer ($DU=3,4$ ms) und rücken zeitlich näher zusammen ($PD=26,1$ ms). Dadurch werden die Sonagrammverläufe steiler ($INCL=6,6$ kHz/ms) und der DC erhöht sich auf 17,1%. Die Intensität fällt in dieser Phase um 14 dB ab, im FB sinkt sie nochmals um knapp 8 dB. Hier verkürzen sich die Rufe weiter auf eine mittlere Länge von 1,6 ms, das Minimum lag bei einer Dauer von 0,7 ms. Die Bandbreite wird ausserdem deutlich geringer und die spektrale Lage der Rufe verlagert sich in den niederfrequenten Bereich ($FEM=22,2$ kHz). Durch die sehr kurze PD von 6,5 ms erhöht sich der DC auf 24,4%. Damit ist rund ein Viertel der laufenden Zeit mit Signalinformation belegt. Die gesamte Dauer eines Feeding Buzz beträgt bei *Eptesicus fuscus* etwa 0,5 sec. Nach einer kurzen Pause nach dem letzten FC geht das Muster der Echoortungsrufe sofort wieder in die Charakteristik der SC über.

In 2 der 7 analysierten Feeding Buzz-Sequenzen unterscheidet sich die Abfolge der SC direkt nach dem FB von zeitlich anders liegenden Rufen. Laute, breitbandige und meist höherfrequente Rufe wechseln mit 10 - 20 dB leiseren, schmalbandigen und niederfrequenten Signalen ab. Die lauten Rufe sind dabei etwas länger als die leisen. Der Ausdruck "Plip-Plop" (nach dem Klang ähnlicher Rufe von *Nyctalus noctula* im Batdetector) soll in der Folge für diese Art von Rufabfolgen verwendet werden.

Die Abbildungen 28A-F zeigen die Sonagramme von 6 Rufen einer "Plip-Plop"-Sequenz von *Eptesicus fuscus*. Der zugehörige Verlauf der Intensität, Dauer und der extrahierte Frequenzverlauf der Signale ist in Abbildung 28G mit der Markierung der entsprechenden Rufe zu verfolgen. Das Ende des FB befand sich direkt vor dem ersten in der Sequenz sichtbaren Ruf. In Abbildung 28H ist ein weiteres Beispiel von "Plip-Plops" dargestellt. Zwischen Ende des FB und dem Beginn dieser Darstellung liegen hier noch 6 SC.

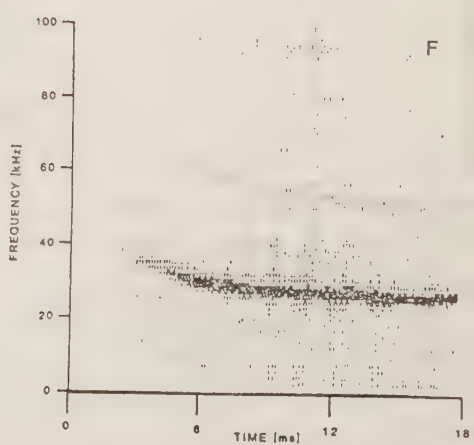
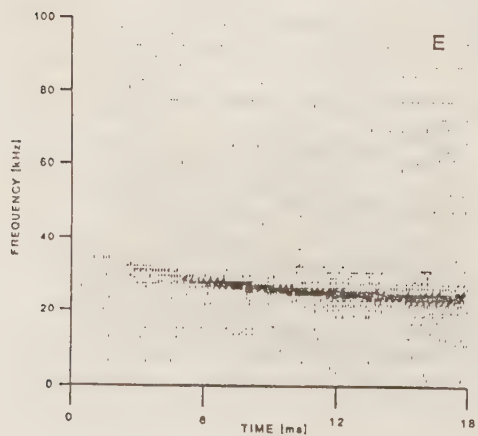
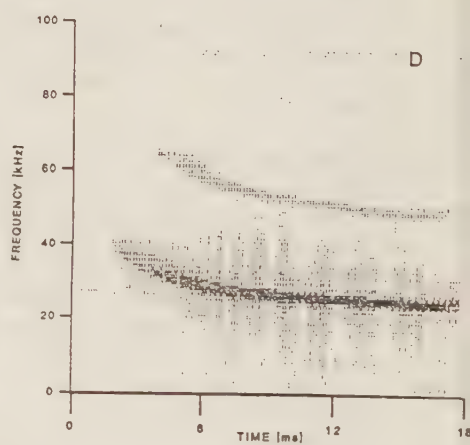
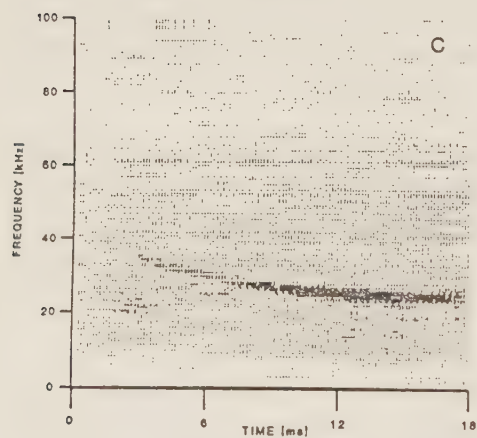
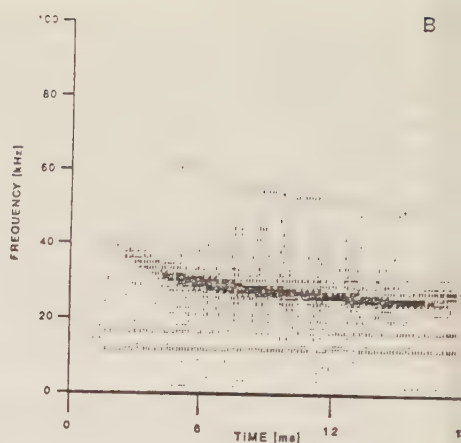
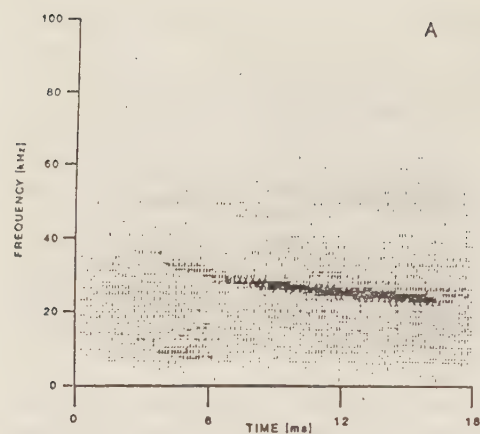


ABBILDUNG 28

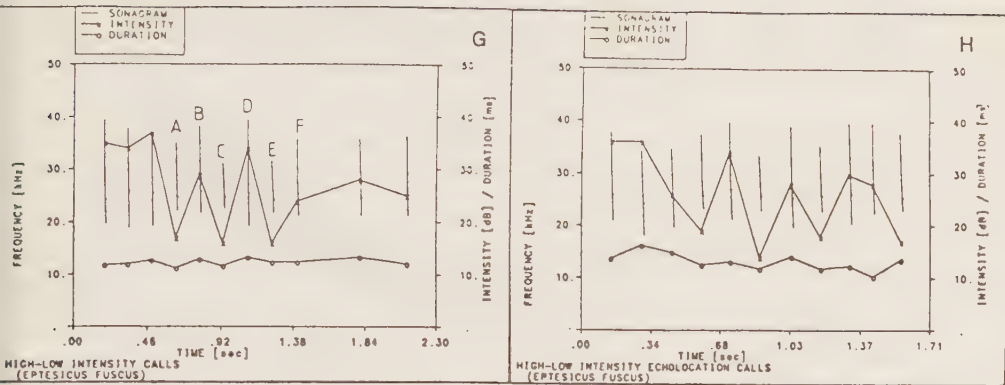


ABBILDUNG 28: A-F) Sonogramme von *Eptesicus fuscus* im Verlauf einer Sequenz, in der zwei verschiedene Ruftypen alternierend auftraten ("Plip-Plop"-Sequenz; die Sequenz ist in Teilbild G dargestellt). (Beschreibung der Sonogrammerstellung in Abbildung 14A). G+H) Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungsrufen von *Eptesicus fuscus* über die Zeit; zwei verschiedene "Plip-Plop"-Sequenzen sind dargestellt. Die Rufe, die in den Teilbildern A-F als Sonogramme dargestellt sind, stammen aus der in G gezeigten Sequenz. Die Rufe sind in Darstellung G markiert. In H wird eine vergleichbare Sequenz gezeigt (keine Sonogramme daraus dargestellt). (Weitere Erläuterungen zu den Sequenzdarstellungen wie Abbildung 20).

4.4.3 Verhaltensspezifische Signaleigenschaften

Von *Eptesicus fuscus* konnten Echoortungsrufe aller drei Kategorien (SC, AC, FC) ausgewertet werden, von Tieren im Einzel- und Gruppenflug.

Im statistischen Vergleich zeigen sich vor allem Unterschiede zwischen dem Mittel der 289 SC aus Einzelflugaufnahmen und dem Mittelwert der 601 SC aus Gruppenflugaufnahmen. Bei gleichbleibenden Werten von FMI und DU steigt im Gruppenflug der Mittelwert der Steigung der Rufe (INCL), durch Erhöhung von FMA an. Dies führt auch zu einer Erhöhung der Bandbreite (DF). Wie FMA verlagert sich auch FEM in den höherfrequenten Bereich. Die Rufe, die bei Gruppenflug aufgenommen wurden, sind ausserdem im Mittel leiser als diejenigen die im Einzelflug aufgenommen wurden. Parallel zu diesen Änderungen der Mittelwerte erhöhen sich auch die Variabilitäten der Parameter ABSI, FEM, FMI und INCL. Die Zeitparameter PD und DU sowie der daraus errechnete DC und auch FP ändern sich weder im Mittelwert noch in der Variabilität.

Der Vergleich der AC aus Einzelflug resp. Gruppenflug zeigt dagegen nur einen einzigen, aber sehr deutlichen Unterschied. Die Rufe werden bei Anwesenheit eines Artgenossen in dieser Phase des Verhaltens um 40% kürzer, dies bei signifikanter Verringerung der Variabilität. Dies führt zu einer deutlich erhöhten Steigung der Rufe, FP wird ausserdem verkürzt. Alle anderen beachteten Eigenschaften der Rufe änderten sich ansonsten nicht.

Rufe des FB schlussendlich zeigten nur eine Verminderung der Variabilität von PD und DU. Für die übrigen Parameter der Rufe lassen sich keine Unterschiede zwischen Einzelflug und Gruppenflug nachweisen.

Wiederum gelten alle gemachten Aussagen über Änderungen mit einer Sicherheit von 99,9%. Tabelle 3 stellt die gemittelten Daten von SC, AC und FC im Einzelflug dar. Für die Fälle statistischer Unterschiede ($p < 0,001$) zwischen Einzelflug und Gruppenflug ist jeweils in der benachbarten Spalte die Richtung der Änderung angegeben. Lesebeispiel: Bei Suchrufen ist der Mittelwert von ABSI im Einzelflug signifikant grösser als im Gruppenflug. Die Abbildungen 29A-C veranschaulichen die Tabellendaten in Form von Mittelsonagrammen. A bezieht sich jeweils auf Einzelflug, B auf Gruppenflug.

4.4.4 Individuenspezifische Signaleigenschaften

Obwohl 23 *Eptesicus fuscus* markiert werden konnten, gelang es nur von zweien der Tiere eindeutige Aufnahmen zu erstellen (vgl. 4.2. Gefangene und markierte Tiere). Von beiden Tieren liegen nur Rufe der Kategorie Einzelflug vor. Vergleicht man die gemittelten Rufparameter der beiden Tiere, werden ausschliesslich Unterschiede in der Lage der Frequenzwerte sichtbar. Die ABSI, die in den Aufnahmen der beiden Tiere auftreten, unterscheiden sich um 7 dB. Insgesamt weist das "leiser rufende" Tier eine tendenziell geringere Bandbreite auf, was die Interpretation des Vergleiches schwierig macht (vgl. 5.4. Schallpropagation und Ortsreichweite, sowie 5.5. Charakteristika der Auswertapparatur). Abbildung 30 verdeutlicht den geringen Unterschied der Rufcharakteristika der beiden Tiere.

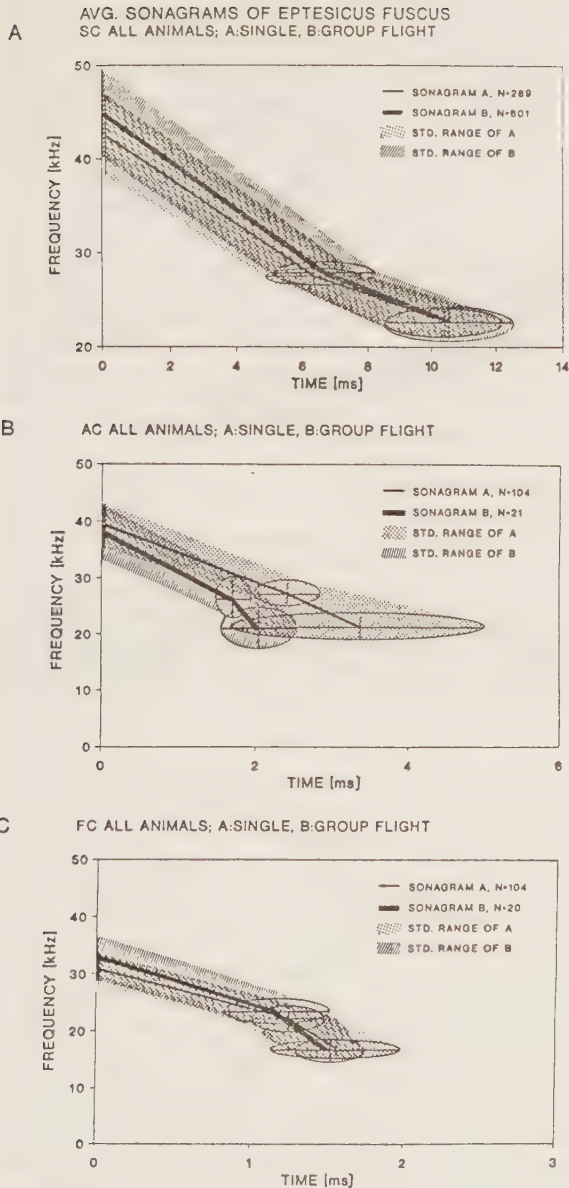


ABBILDUNG 29: Mittelwertsonagramme von Lauten allein fliegender *Eptesicus fuscus* (Sonagramm A) im Vergleich zu Rufen von Tieren im Gruppenflug (Sonagramm B). In Teilbild A) sind Daten der Suchrufe (SC), in B) solche der Rufe der Annäherungsphase (AC) dargestellt. Teilbild C) zeigt die Mittelwerte und Standardabweichungen der Rufe der Endphase (FC). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23).

ABBILDUNG 29

AVG. SONAGRAMS OF EPTESICUS FUSCUS
SC SINGLE FLIGHT; A: #.22, B: #.44

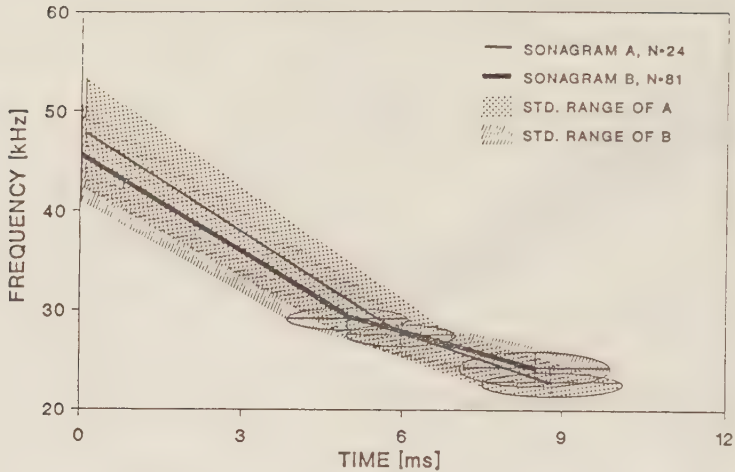


ABBILDUNG 30: Mittelwertsonagramme von *Eptesicus fuscus*. Gemittelte Suchrufe von Tier #.22 (Sonagramm A) im Vergleich zu denjenigen von Tier #44. (Sonagramm B). Die Daten stammen für beide Tiere aus Aufnahmen im Einzelflug. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23).

4.4.5 Variabilität der Sonagrammverläufe

Bereits bei der ersten Durchsicht der Sonagramme entstand der subjektive Eindruck, *Eptesicus fuscus* setze allgemein Echoortungsrufe von geringer Flexibilität ein. Der statistische Vergleich von Rufen aus Einzelflug gegenüber Gruppenflug, wie auch von *Eptesicus fuscus* #.22 gegen #.44 zeigte eine relativ geringe Variabilität der messbaren Parameter. Die nicht zahlenmässig erfassbaren Sonagrammformen erwiesen sich als etwas vielfältiger.

Ein einzelnes Beispiel einer sehr ungewöhnlichen Rufform trat im Verlauf eines Feeding Buzz eines allein fliegenden Tieres auf. Die SC zeigten am Übergang der SP zur AP leichte Abwärtssweeps am Rufende. Die AP wurde durch das übliche Rufverhaltensmuster eingeleitet, zeigte dann aber plötzlich einen einzelnen lauten Ruf, der durch seine, in Form eines U verlaufenden, Frequenzen aus dem Rahmen der von *Eptesicus fuscus* bekannten Rufe fiel. Eine Rufform dieser Art ist im allgemeinen nur im tieferfrequenten Hörbereich vor allem im Kontext sozialer Interaktionen von Fledermäusen bekannt (Ahlén, 1981). In Abbildung 31A-H sind die Sonagramme der in Abbildung 31I markierten Rufe dargestellt. Abbildung 31F zeigt den Ruf mit der speziellen U-Form.

Weitere differenzierbare Feinheiten von Sonagrammformen machen die Abbildungen 32A-C deutlich. Die drei Rufe wurden aus unterschiedlichen Sequenzen ausgewertet, stammen entsprechend auch mit hoher Wahrscheinlichkeit von verschiedenen Tieren. Ruf 32A weist am Ende des Sonagrammes einen leichten zusätzlichen Abwärtssweep auf. Ruf 32B weist einen umgekehrt S-förmigen Beginn des Frequenzverlaufes auf, der selten in den Sonagrammen beobachtet werden konnte. Abbildung 32C zeigt einen Ruf der sich durch mittlere Charakteristika auszeichnet, der aber ein ausgeprägt "frequenzflaches" Ende aufweist, das an CF-Rufe erinnert. Ein völliges Fehlen der FM-Struktur am Anfang der Signale konnte nie beobachtet werden.

Unterschiedliche Sonagrammformen dieser Art lassen sich teilweise auch bei zwei Tieren im Gruppenflug nachweisen. So sind ausser FEM alle Parameter der beiden in den Abbildungen 33A+B ersichtlichen, aufeinanderfolgenden Rufe zweier Tiere identisch. Die Verläufe der Frequenzen über die Zeit lassen aber deutliche Unterschiede erkennen, die es den beiden Tieren ermöglichen könnten, gegenseitige Störungen der Echoortung zu vermeiden. Auch in den Abbildungen 33C-E sind zahlenmässig nicht erfassbare Unterschiede der Sonagrammformen zweier Tiere zu erkennen, die in sehr nahem zeitlichen Abstand orte. Jeweils der erste Ruf in jedem Teilbild stammt von Tier A, der zweite von Tier B. Sämtliche errechneten Parameter der Rufe stimmen bei beiden Tieren überein. Während die Rufe von Tier A eine gleichförmige Biegung des Sonagrammverlaufes zeigen, weisen die Verläufe der Rufe von Tier B immer einen kurzen, linearen FM-Teil auf. Dieses Sonagrammmuster zog sich über die ganze Sequenz hin. Da von den zwei Tieren keine Lautaufnahmen im Einzelflug vorliegen, kann nicht entschieden werden, ob es sich bei der Lautform von Tier B um eine momentane Änderung zur Vermeidung von Störungen oder um eine generelle Charakteristik handelt.

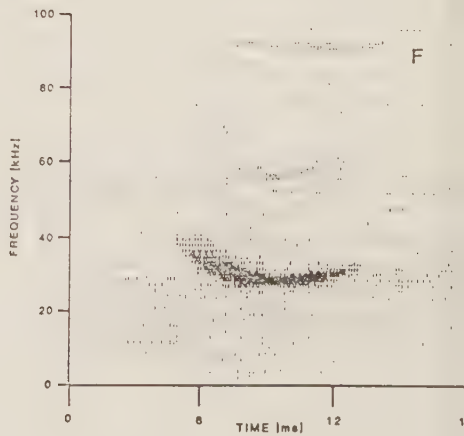
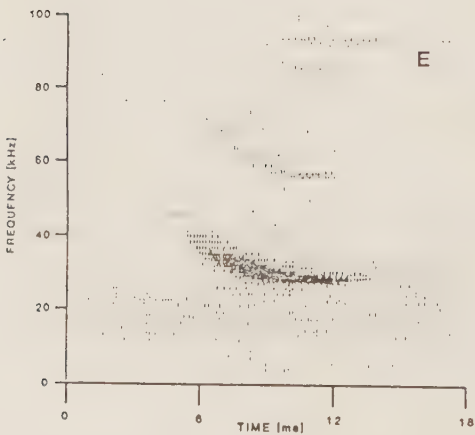
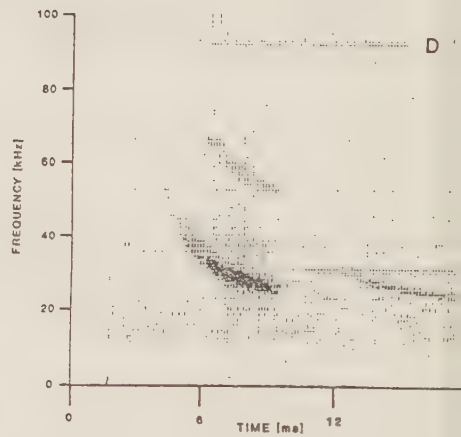
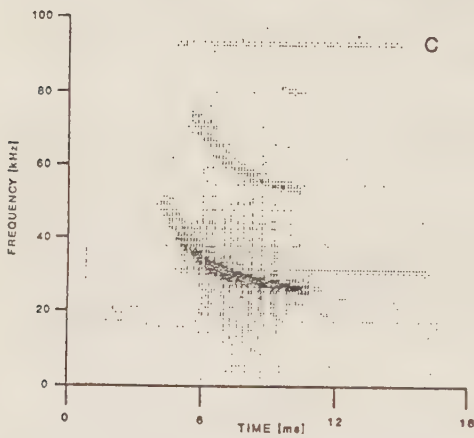
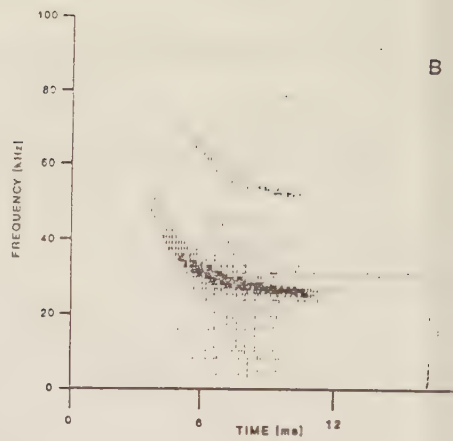
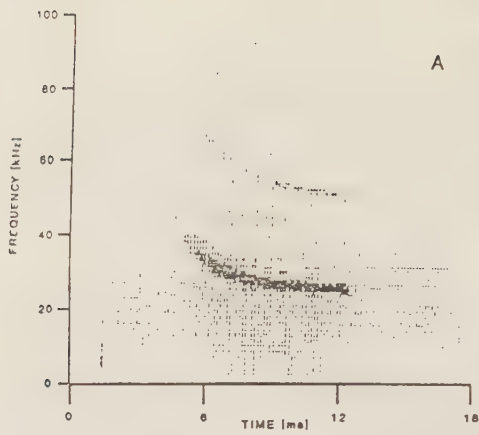


ABBILDUNG 31

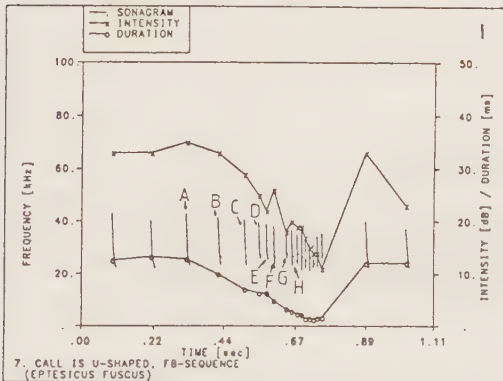
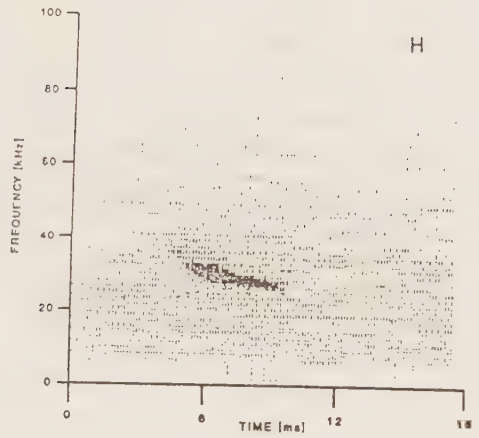
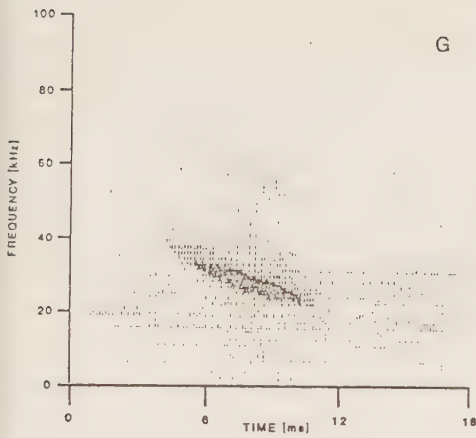


ABBILDUNG 31: A)-H): Aufeinanderfolgende Sonagramme einer Feeding Buzz-Sequenz von *Eptesicus fuscus*, während der ein Einzelruf mit ungewöhnlichem Sonagrammverlauf auftrat. Teilbild F zeigt den speziellen Ruf, der durch eine Aufwärtsmodulation der Frequenz am Ende des Rufes eine Sonderstellung einnimmt. *Eptesicus fuscus* zeigte ansonsten ausschliesslich FM-Signale, die im Verlauf der Zeit zu tieferen Frequenzen verliefen. Der Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer der Echoortungsrufe derjenigen Sequenz, in deren Verlauf dieser einzelne Ruf auftrat, ist in Teilbild I gezeigt; die Lage der in den Teilbildern A-H dargestellten Rufe ist eingezeichnet. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

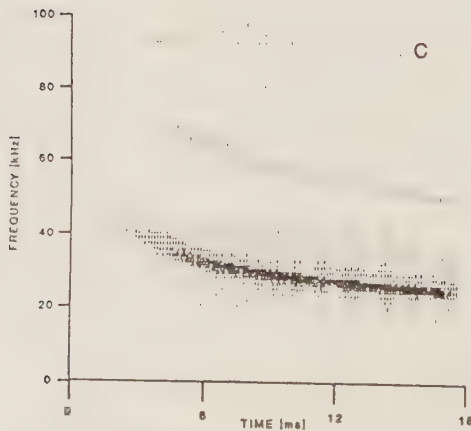
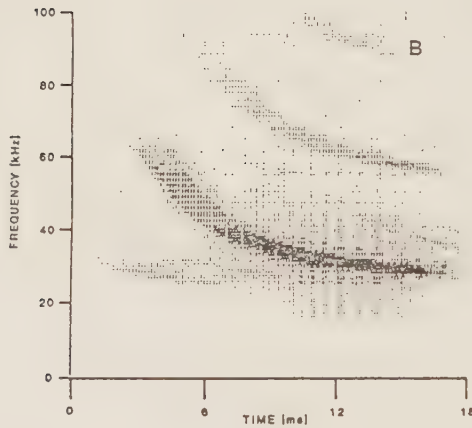
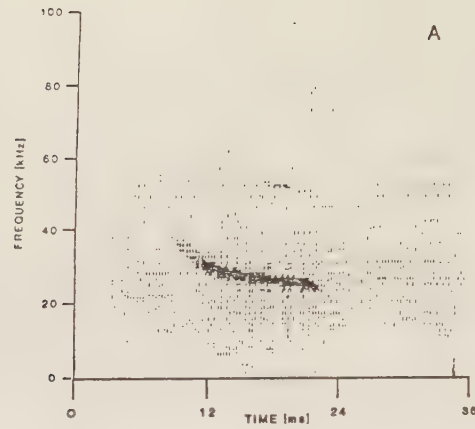


ABBILDUNG 32: Sonagramme von Rufen von *Eptesicus fuscus*. Dargestellt sind Feinheiten der Verläufe der Frequenz über die Zeit in den Signalen. A) Ruf mit sigmoideem Abschlussabwärtssweep. B): Ruf mit sigmoideem Anfangssweep. C) Echoortungsruf mit normaler FM-Teil und starker Ausprägung des "CF-Teiles". Man beachte die unterschiedlichen Zeitskalen von A) resp. B)+C). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 14A).

ABBILDUNG 32

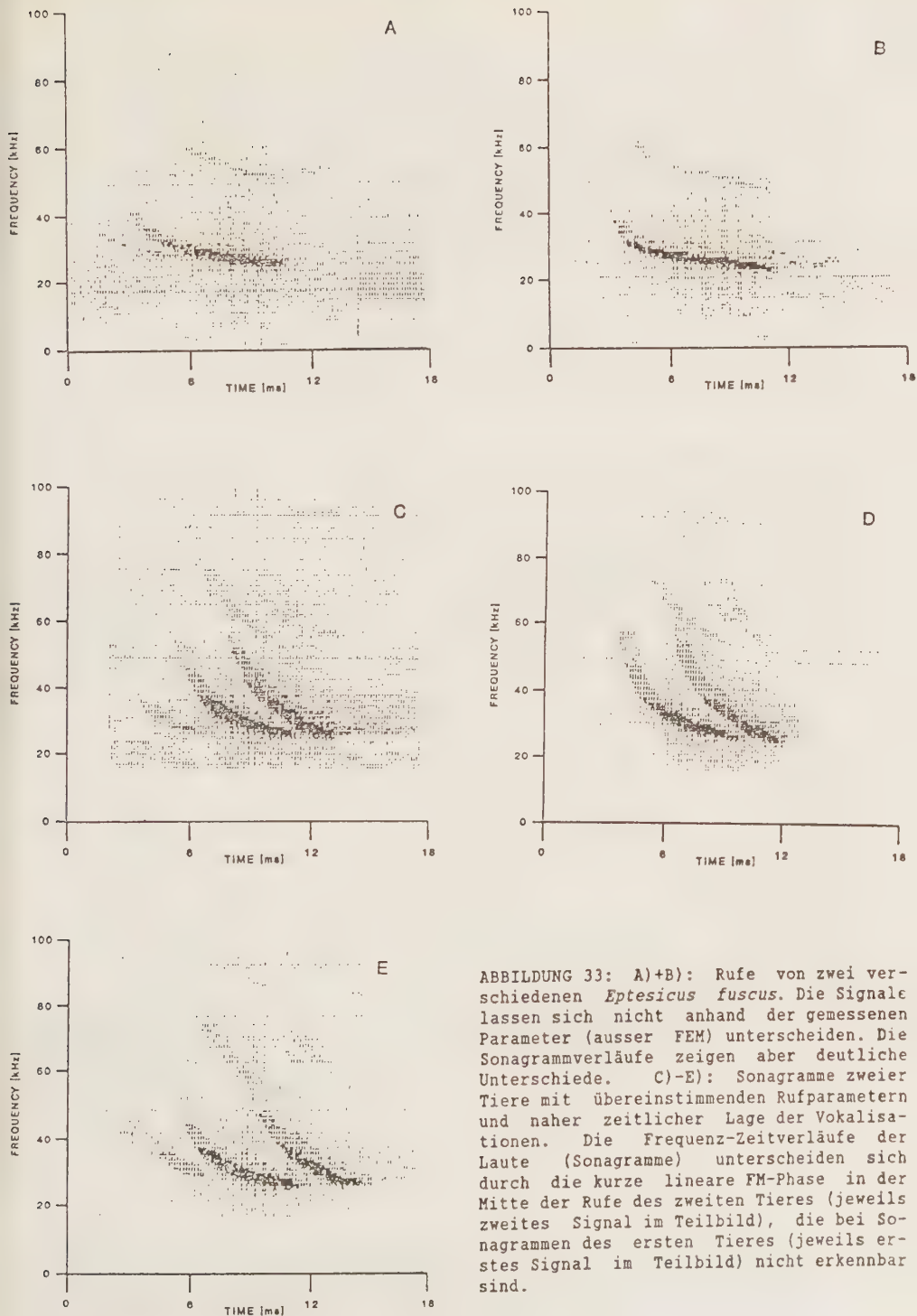


ABBILDUNG 33: A)+B): Rufe von zwei verschiedenen *Eptesicus fuscus*. Die Signale lassen sich nicht anhand der gemessenen Parameter (außer FEM) unterscheiden. Die Sonagrammverläufe zeigen aber deutliche Unterschiede. C)-E): Sonagramme zweier Tiere mit übereinstimmenden Rufparametern und naher zeitlicher Lage der Vokalisationen. Die Frequenz-Zeitverläufe der Laute (Sonagramme) unterscheiden sich durch die kurze lineare FM-Phase in der Mitte der Rufe des zweiten Tieres (jeweils zweites Signal im Teilbild), die bei Sonagrammen des ersten Tieres (jeweils erstes Signal im Teilbild) nicht erkennbar sind.

ABBILDUNG 33

In einer anderen vergleichbaren Sequenz zweier im gegenseitigen Hörbereich ortender Tiere zeigen weder die Rufparameter noch die Sonagrammverläufe eine erkennbare Unterschiedlichkeit im Gegensatz zu obigen Beispielen. Die Sonagramme in den Abbildungen 34A+B sowie 34C+D stellen jeweils aufeinanderfolgende Rufe zweier Tiere im Gruppenflug dar, wobei A+C vom ersten, B+D vom zweiten Tier stammen. Die Beispiele machen deutlich, dass das Verhalten von *Eptesicus fuscus* in Anwesenheit von Artgenossen nicht verallgemeinernd charakterisiert werden kann. Der Nachweis von Unterschieden der Rufcharakteristika gelingt nur in wenigen Sequenzen.

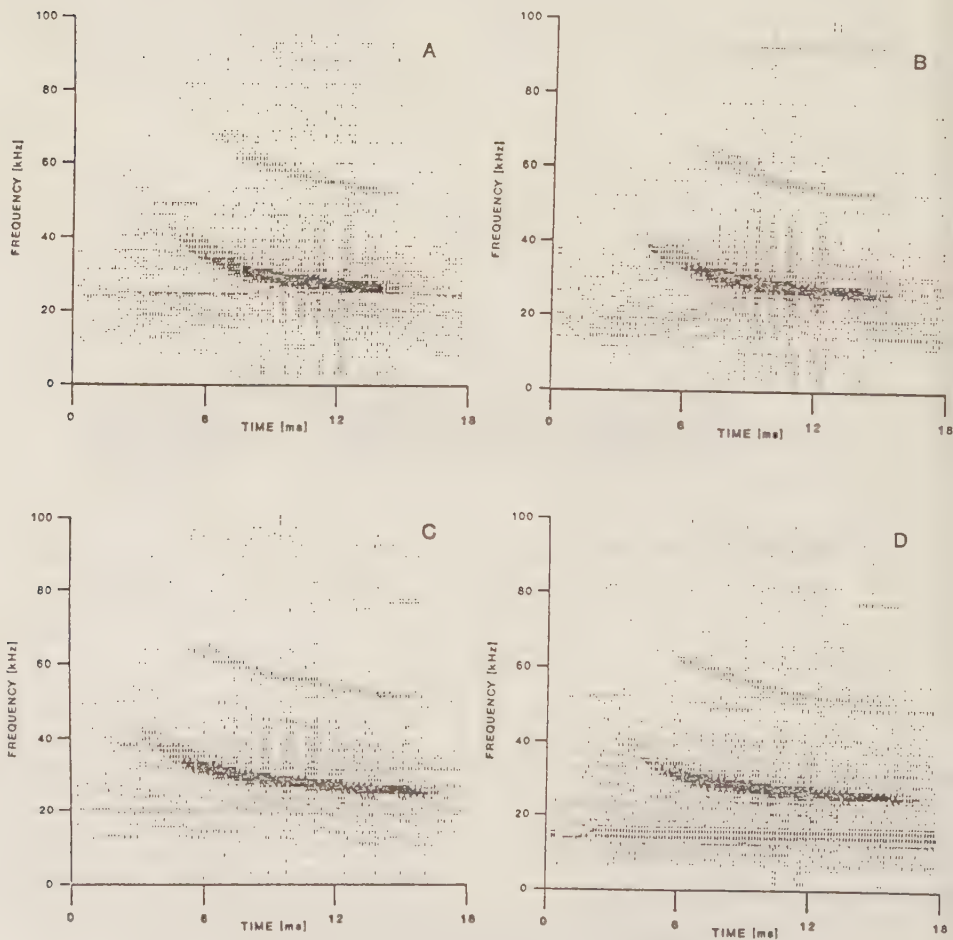


ABBILDUNG 34: Sonagramme von Echoortungsrufen zweier zusammen fliegender Tiere der Art *Eptesicus fuscus*. A)+C) stellen Sonagramme der Ortungslaute von Tier 1, B)+D) Sonagramme von zeitlich jeweils direkt darauffolgenden Rufen von Tier 2 dar. Die beiden Tiere lassen sich weder anhand der Rufparameter, noch anhand der Sonagrammformen unterscheiden.

4.4.6 Rufabstände (PD) bei Gruppenflug

Bei der Durchsicht der Verläufe von Echoortungssequenzen, in denen zwei Tiere zu hören waren, fiel immer wieder auf, dass die Rufe der beiden Tiere zeitlich sehr nahe beieinander liegen konnten (vgl. Abbildungen 33C-E). Die zeitliche Beziehung der Rufe zweier Tiere ändert sich in den meisten Abfolgen ständig. Die Abbildungen 35A+B verdeutlichen die Änderung des zeitlichen Abstandes im Verlauf der Echoortungssequenz, die in Abbildung 35C dargestellt ist. Die in Abbildung 35B dargestellte zeitliche Situation ist zur Veranschaulichung ausgewählt worden, stellt aber nicht das Maximum zeitlicher Koinzidenz dar. Situationen, in denen Rufe absolut zeitgleich übereinander liegen, wurden ebenfalls gefunden, sind aber graphisch weniger aussagekräftig. Die beiden Tiere flogen im vorliegenden Fall beide in vergleichbarem Abstand zur Aufnahmeposition in Parallelflug in flachem Winkel gegen die Aufnahmeposition zu, was auch aus dem Verlauf der Intensitäten in Abbildung 35C erkennbar wird.

Die geringen Verhaltensänderungen resp. -unterschiede im Gruppenflug gaben Anlass zur Überprüfung der Hypothese, ob die Tiere in einer solchen Situation eventuell versuchen könnten, ihre Vokalisationen jeweils in die zeitliche Rufpause des anderen Tieres zu verlagern (im Sinne einer jamming avoidance response; JAR). Dies wurde anhand mehrerer Sequenzen statistisch überprüft. Eine Korrelation zwischen relativem zeitlichem Abstand der Echoortungsrufe zweier Tiere und deren relativer Flugdistanz (Intensitätsdifferenz) würde diese Hypothese stützen. Ausserdem sollten die gegenseitigen Rufabstände bei Annäherung tendenziell etwa die Hälfte der eigenen Rufabstände (PD) einnehmen. Dies würde sich bei einer Regressionsanalyse aufgrund der Lage des Schnittpunktes der Regressionsgeraden mit der Zeitdifferenzachse nachweisen lassen. Keine der beiden Voraussetzungen für die Hypothese wurde bei der statistischen Überprüfung erfüllt. In einem besonders krassen Einzelfall, in dem sich zwei Tiere gegenseitig näherten und wieder entfernten (Abbildung 35D, vgl. Intensitätsverlauf der Laute der beiden Tiere) konnte eine geringe positive Korrelation ($p=0,015$) zwischen den Parametern zeitlicher Rufabstand (Abszisse in Abbildung 35E) und Intensitätsdifferenz (Ordinate in Abbildung 35E) errechnet werden. Dies würde bedeuten, dass mit zunehmender relativer Annäherung der beiden Tiere die Rufe zeitlich näher liegen! Alle restlichen Untersuchungen erbrachten aber keine aussagekräftigen Resultate. Eine Rechnersimulation der Rufabstände, unter Einbezug der Mittelwerte und Standardabweichungen von PD der Tiere, ergab ähnliche Zeitmuster wie in den realen Sequenzen erkennbar (Abbildung 35F). Die sporadisch auftretenden Koinzidenzen der Vokalisationszeitpunkte zweier Tiere sind entsprechend als reine Resultate einer Interferenz zwischen den PD der beiden Tiere zu betrachten.

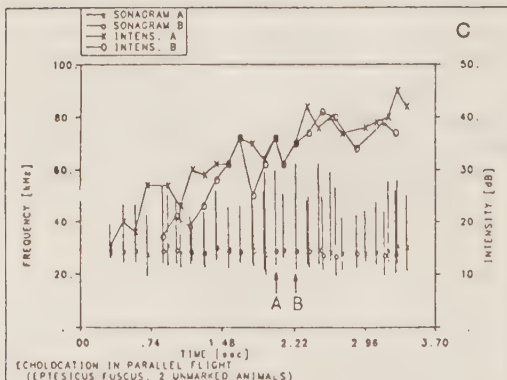
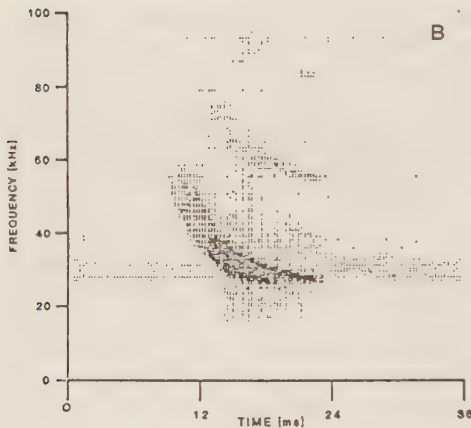
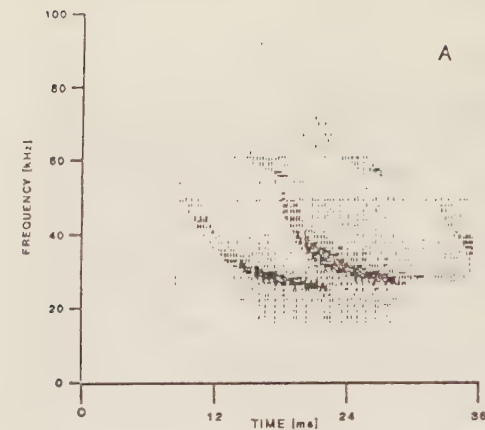
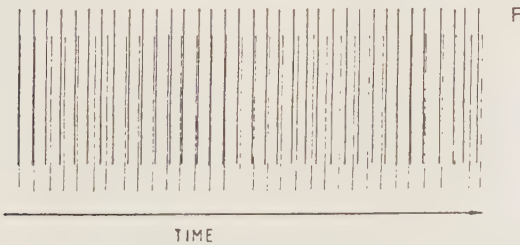
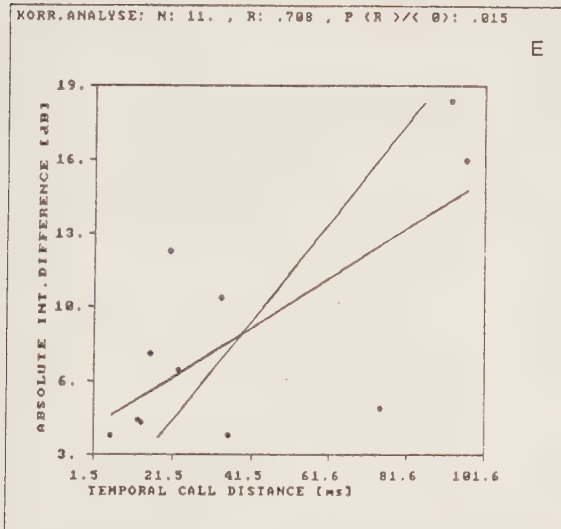
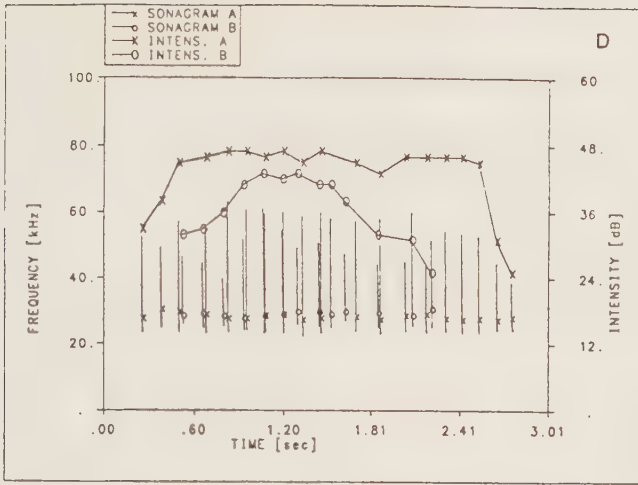


ABBILDUNG 35A-F: Untersuchungen zur zeitlichen Koinzidenz der Rufe zweier unmarkierter Tiere der Art *Eptesicus fuscus*, unter Berücksichtigung der relativen Intensitätsdifferenzen. Die Teilbilder A) und B) zeigen je zwei Sonagramme mit unterschiedlichem zeitlichem Abstand zwischen den Vokalisationen. Die Lage der Darstellungen A und B ist in Teilbild C) im Verlauf der Sequenz markiert (die beiden Rufe in A und B sind in dieser Darstellung nicht mehr trennbar). D) Echoortungssequenz zweier *Eptesicus fuscus*, in deren Verlauf die zeitlichen Abstände der Rufe verschiedener Tiere bei Annäherung derselben (Intensitäten gleichen sich an) geringer wird. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20). Im nächsten Teilbild werden die Intensitätsdifferenzen sowie die zeitlichen Abstände aufeinanderfolgender Rufe unterschiedlicher Tiere dieser Sequenz in Beziehung gesetzt. E) Regressionsanalyse der Intensitätsdifferenzen zwischen zeitlich aufeinander folgenden Rufen verschiedener Tiere (Absolute Intensity Difference, Y-Achse) gegen den zeitlichen Rufabstand derselben Rufe (Temporal Call Distance, X-Achse; Die in Teilbild D dargestellte Sequenz liegt den Daten zugrunde). Eine geringe Korrelation ($R = 0,708$, $p = 0,015$) liegt vor. Die Richtung der Korrelation spricht gegen die im Text aufgeführte Hypothese, dass die Rufe mit zunehmender Tierannäherung zeitlich auseinandergehalten werden. F) Beispiel eines Interferenzbildes, das anhand der Rufabstände von Tier A und Tier B (Teilbild D) simuliert wurde. Ein Interferenzphänomen scheint die naheliegende Erklärung für die beobachteten Rufabfolgemuster zu sein.

ABBILDUNG 35



4.5 *Lasiurus borealis*

4.5.1 Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase

Von 6 der insgesamt 29 markierten *Lasiurus borealis* wurden Aufnahmen ausgewertet. Dabei wurden Vokalisationen von Tieren verschiedener Aufnahmeplätze berücksichtigt. 321 Rufe aus dem Verhaltenskontext Einzelflug und 254 Rufe aus Gruppenflügen wurden analysiert.

Die Echoortungsrufe von *Lasiurus borealis* sind denjenigen von *Eptesicus fuscus* in einigen Parametern sehr ähnlich. So stimmen etwa die mittlere Rufdauer (DU) mit 10,2 ms (max. 14,94 ms) und die Steigung (INCL) mit 2,0 [0,5 - 6,7] kHz/ms fast exakt, die Bandbreite (DF) mit 18,1 [4,3 - 43,4] kHz und der Duty-Cycle (DC) mit 7,5% annähernd, mit den Werten von *Eptesicus fuscus* überein. Die spektrale Lage der Rufe ist aber bei *Lasiurus borealis* mit einer tiefsten Frequenz (FMI) von 30,6 [22,1 - 44,2] kHz, einer Frequenz maximaler Energie (FEM) von 35,3 [28,0 - 51,7] kHz und einer höchsten Frequenz (FMA) von 48,7 [36,3 - 79,8] kHz um ca. 8 kHz in den höherfrequenten Bereich verschoben. Diese Art verwendet mit 154,9 ms im Durchschnitt auch 24 ms längere Rufpausen (PD). Tabelle 4, Spalte I, fasst die statistischen Werte der Laute in Einzelflug zusammen. Abbildung 36 verdeutlicht die Charakteristika zweier typischer Ortungsrufe anhand der Sonagramme (A,D), der zugehörigen Rufumhüllenden (B,E) und den Leistungsspektren (C,F). Alle analysierten Signale zeigten eine relativ deutliche zweite Harmonische die im Mittel 20 - 30 dB intensitätsschwächer war als die erste. Stichprobenartige Kontrollen nach höheren Harmonischen zeigten bei einigen Rufen Anzeichen einer dritten, gelegentlich sogar vierten Harmonischen. Diese Frequenzanteile lagen aber in der routinemässigen Auswertung oberhalb des Analysebereiches.

TABELLE 4: Charakteristika der Echoortungsrufe von *Lasiurus borealis* im Einzel- und Gruppenflug an verschiedenen Aufnahmeplätzen. MW: Mittelwert, SD: Standardabweichung, CV: Variationskoeffizient, N: Anzahl ausgewerteter Signale, die den Werten zugrundeliegen. Die Rufparameter sind in Abschnitt 4.1., Einführung in die Resultate, genauer erläutert. Spaltenbezeichnungen: A: Rufe aller markierten Tiere am Main Gate (MG) im Einzelflug, C: Rufe aller markierten Tiere am Main Gate im Gruppenflug, E: Rufe aller markierten Tiere von Riverside (R) und Dunes (D) im Einzelflug, H: Rufe aller markierten Tiere von Riverside und Dunes im Gruppenflug, I: Rufe aller markierten Tiere aller Orte im Einzelflug, L: Rufe aller markierten Tiere aller Orte im Gruppenflug. Wo vorhanden, ist in den Spalten B, D, F, G und K die Richtung eines signifikanten ($p < 0,001$) Unterschiedes eingezeichnet. Verglichen wurden jeweils die Spaltenwerte, die in der ersten Zeile graphisch verbunden sind [Beispiel: Der Mittelwert (MW) der Pausendauer (PD) ist in Riverside und Dunes im Einzelflug (R+D SINGLE, Spalte E) signifikant grösser ($<$ in Spalte D) als der MW von PD in Main Gate im Einzelflug (MG SINGLE, Spalte A)].

Tabelle 4

Wo ein statistischer Unterschied mit $p < 0,001$ nachweisbar ist, geben (resp.) die Richtung der Änderung an !	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L
PARAMETER	AREA: MG, SINGLE	($\longleftrightarrow$) V	AREA: MG, GROUP	V	AREA: R + D, SINGLE	($\longleftrightarrow$) V	V	AREA: R + D, GROUP	TOTAL LB MARK SINGLE	($\longleftrightarrow$) V	TOTAL LB MARK GROUP
Pausendauer:											
PD [ms] ; MW:	146,37		152,26	(	171,89			161,73	154,88		158,97
PD [ms] ; SD:	55,29	(	73,98		60,66			64,76	57,13	(	72,21
PD [%] ; CV:	37,77		46,75		35,29			40,04	36,89	(	45,42
PD ; N :	214		202		107			52	321		254
Rufdauer:											
DU [ms] ; MW:	9,86	)	7,72	(	10,73	)	(	9,27	10,15	)	8,04
DU [ms] ; SD:	1,40		1,47		1,45			1,65	1,42		1,51
DU [%] ; CV:	14,20		19,04		13,51			17,80	13,99	(	18,78
DU ; N :	221		210		111			55	332		265
Intensität:											
ABSI [dB] ; MW:	32,62		29,76		33,03		(	35,40	32,76		30,93
ABSI [dB] ; SD:	9,45		8,87		8,40			8,06	9,11		8,71
ABSI [%] ; CV:	28,97		29,81		25,43			22,77	27,81		28,16
ABSI ; N :	221		210		111			55	332		265
Freq. max. Int.:											
FEM [kHz] ; MW:	35,48	(	37,32		34,92	(		36,69	35,29	(	37,19
FEM [kHz] ; SD:	2,04		2,23		1,72			1,72	1,94		2,14
FEM [%] ; CV:	5,75		5,98		4,93			4,69	5,50		5,75
FEM ; N :	221		210		111			55	332		265
Höchste Freq.:											
FMA [kHz] ; MW:	49,34		50,55		47,39	(		51,46	48,69	(	50,74
FMA [kHz] ; SD:	6,35		6,36		5,73			6,84	6,15		6,47
FMA [%] ; CV:	12,87		12,58		12,09			13,29	12,63		12,75
FMA ; N :	221		210		111			55	332		265
Tiefste Freq.:											
FMI [kHz] ; MW:	31,07	(	33,63	)	29,67	(	)	31,96	30,60	(	33,28
FMI [kHz] ; SD:	2,40		2,66		2,31			3,01	2,37		2,74
FMI [%] ; CV:	7,72		7,91		7,79			9,42	7,75		8,23
FMI ; N :	221		210		111			55	332		265
Bandbreite:											
DF [kHz] ; MW:	18,27		16,93		17,73			19,51	18,09		17,47
DF [kHz] ; SD:	5,95		5,56		5,59			7,49	5,84		6,01
DF [%] ; CV:	32,57		32,84		31,53			38,39	32,28		34,40
DF ; N :	221		210		111			55	332		265
Steigung:											
INCL [kHz/ms] ; MW:	1,96	(	2,33		1,97			2,19	1,96	(	2,30
INCL [kHz/ms] ; SD:	,78		,97		,65			,83	,74	(	,94
INCL [%] ; CV:	39,80		41,63		32,99			37,90	37,76		40,87
INCL ; N :	221		210		111			55	332		265
Duty-cycle:											
DC [%] ; MW:	7,49	)	5,78		6,95			6,79	7,31	)	5,99
DC [%] ; SD:	2,22		2,28		2,18			2,75	2,21		2,38
DC [%] ; CV:	29,64	(	39,45		31,37			40,50	30,23	(	39,73
DC ; N :	215		202		107			52	322		254
Proz. Zeit sink. Ampl.:											
FP [%] ; MW:	40,68		37,05		39,74			33,93	40,37	)	36,40
FP [%] ; SD:	14,67		13,26		13,18			12,54	14,19		13,12
FP [%] ; CV:	36,06		35,79		33,17			36,96	35,15		36,04
FP ; N :	221		210		111			55	332		265

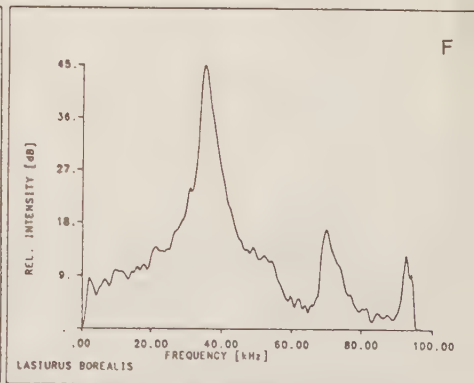
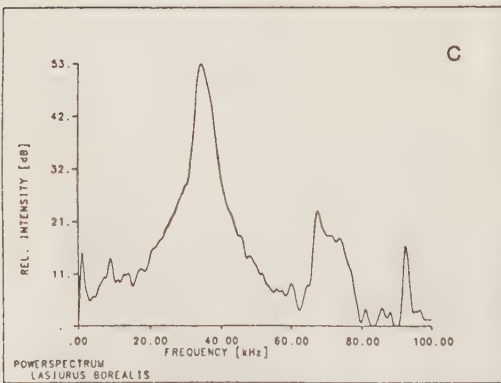
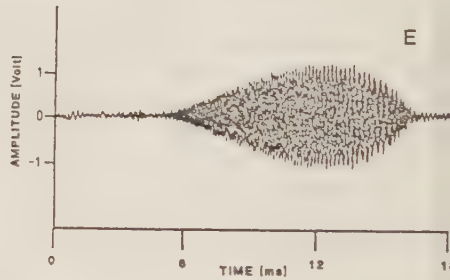
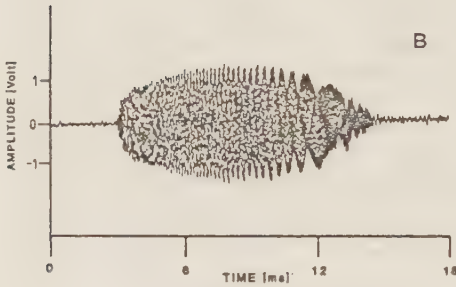
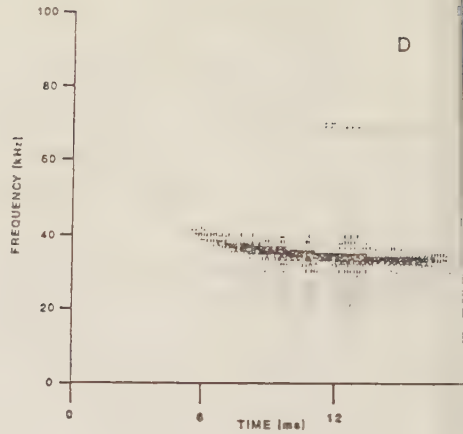
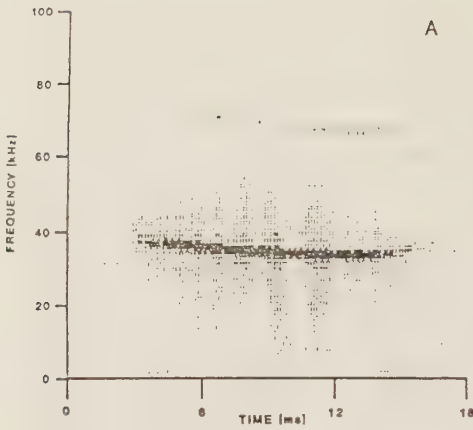


ABBILDUNG 36: Repräsentative Ortungslaute der Suchphase von *Lasiurus borealis* mit Verlauf der Frequenz über die Zeit [Sonogramm] (A + D), Verlauf der Intensität über die Zeit [Umhüllende] (B + E) und den Leistungsspektren der Signale (C + F).

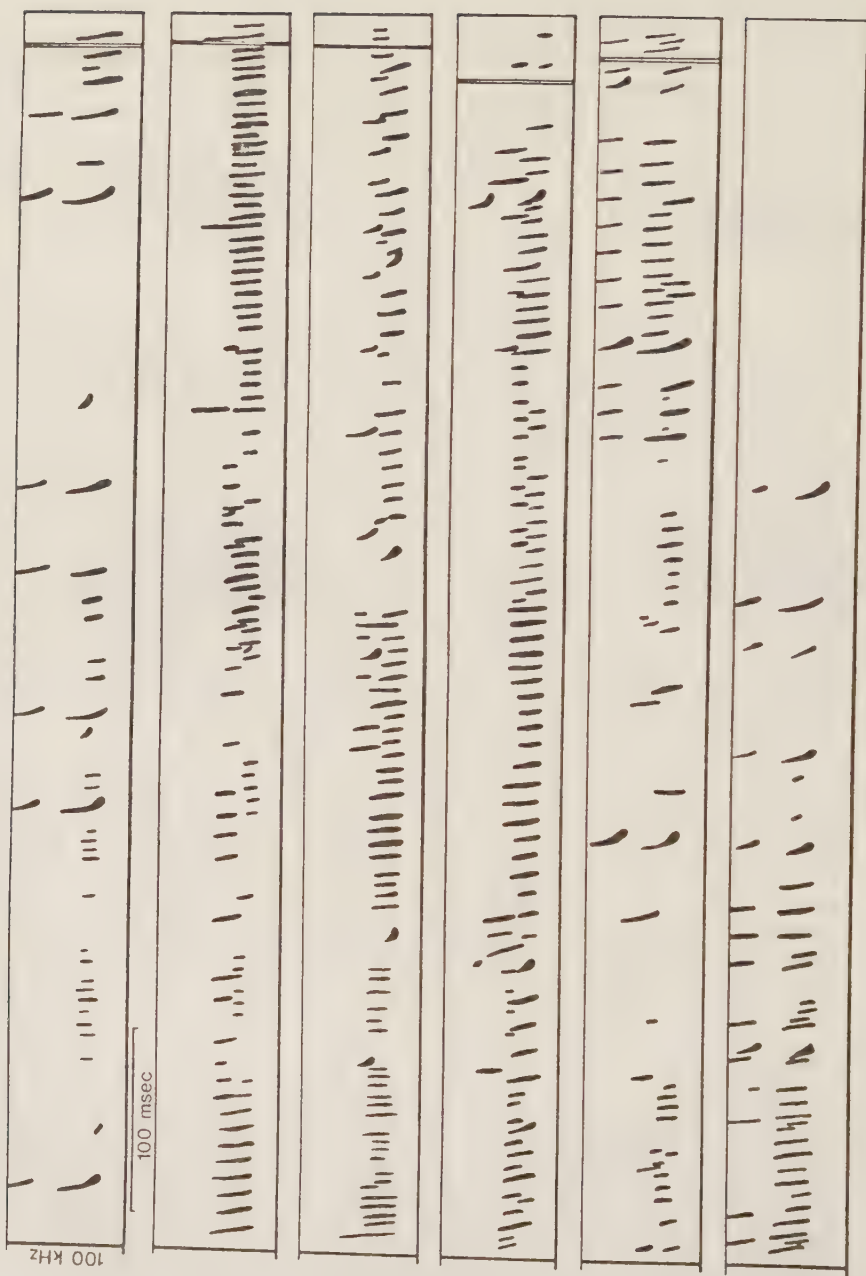
Von *Lasiurus borealis* konnte trotz umfangreicher Lautaufnahmen kein vernünftiger Feeding Buzz ausgewertet werden. Dies aus zwei unterschiedlichen Gründen: In einem Teil der Aufnahmen, die Feeding Buzzes aufweisen, ist das Signal/Rausch-Verhältnis so schlecht, dass knapp Rufe der Annäherungsphase (AC), jedoch keine Rufe der Endphase (FC) in den Sonagrammen erkennbar sind. Der Rest der Aufnahmen weist Feeding Buzzes auf, an denen mindestens zwei Tiere beteiligt waren, was eine exakte Auswertung verunmöglichte (Abbildung 37). Die erhaltenen subjektiven Eindrücke von Feeding Buzzes von *Lasiurus borealis* werden zusammen mit dem Verhalten von *Lasiurus cinereus* besprochen.

4.5.2 Variabilität der Sonagrammverläufe

Die beiden Teilbilder 36A und 36D machen bereits deutlich, dass *Lasiurus borealis* weniger gleichförmig gebogene Verläufe der Frequenz über die Zeit in den Echoortungsrufen zeigt als *Eptesicus fuscus*. Viele der Sonagramme sind klarer in eine FM- und eine CF-Phase zu unterteilen. Variationen umfassen vor allem die Ausprägung des FM-Teiles. Bei abrupten Flugmanövern, wie sie bei Verfolgung eines (auch vom Beobachter hochgeworfenen) "Beuteobjektes" vorkommen, sind die Rufe erwartungsgemäss kürzer und haben einen ausgeprägten FM-Anteil. Der Gebrauch verschiedener Signalverläufe ist aber auch in vielen Fällen nicht direkt aus dem Flugverhalten des ortenden Tieres ersichtlich. Tiere im gestreckten Geradeausflug senden in unterschiedlichen Abfolgen breit- und schmalbandige Signale gleicher Dauer aus. Die Abbildungen 38A+B zeigen ein Beispiel solcher Variabilität eines Tieres. Zwischen den beiden Rufen liegen noch 5 weitere Ortungslaute, im Verlauf derer es den FM-Anteil der Signale abrupt änderte. Der zeitliche Abstand der beiden Echoortungsrufe beträgt 780 ms. Das Tier flog im Verlauf der Sequenz ohne erkennbare Verhaltensänderungen am Beobachter vorbei.

In einigen Sonagrammen kann der FM-Teil völlig unterdrückt sein. Die Rufe dürfen sicher als reine CF-Signale bezeichnet werden. Ein solcher Laut ist in Abbildung 38C dargestellt. Das Sonagramm stammt von einer Vokalisation eines anderen Tieres als die in 38A+B gezeigten. Kurze abwärtsmodulierte Endanteile der Signale, wie sie bei *Eptesicus fuscus* (Abbildung 31A+B, 32A) erkennbar waren, konnten bei *Lasiurus borealis* nicht nachgewiesen werden. Eine weitere Variation von Sonagrammformen wird im Kapitel über die Unterscheidbarkeit von Tieren im Einzelflug oder Gruppenflug besprochen.

ABBILDUNG 37: Sonagrammdarstellung eines langen Feeding Buzzes von Arten der Gattung *Lasiurus*. Es konnte beobachtet werden, dass im Verhaltensablauf eine *Lasiurus cinereus* und drei *Lasiurus borealis* beteiligt gewesen waren, die alle denselben Falter zu fangen versuchten. Die ganze dargestellte Sequenz zieht sich über einen Bereich von 3,8 Sekunden hin. Die verwendete Aufnahme- und Analysemethode ist bei der hier auftretenden räumlichen Nähe der Tiere und zeitlichen Dichte der Rufe überfordert. Eine Identifikation der Arten, geschweige denn der Individuen in den Lautaufnahmen ist unmöglich.



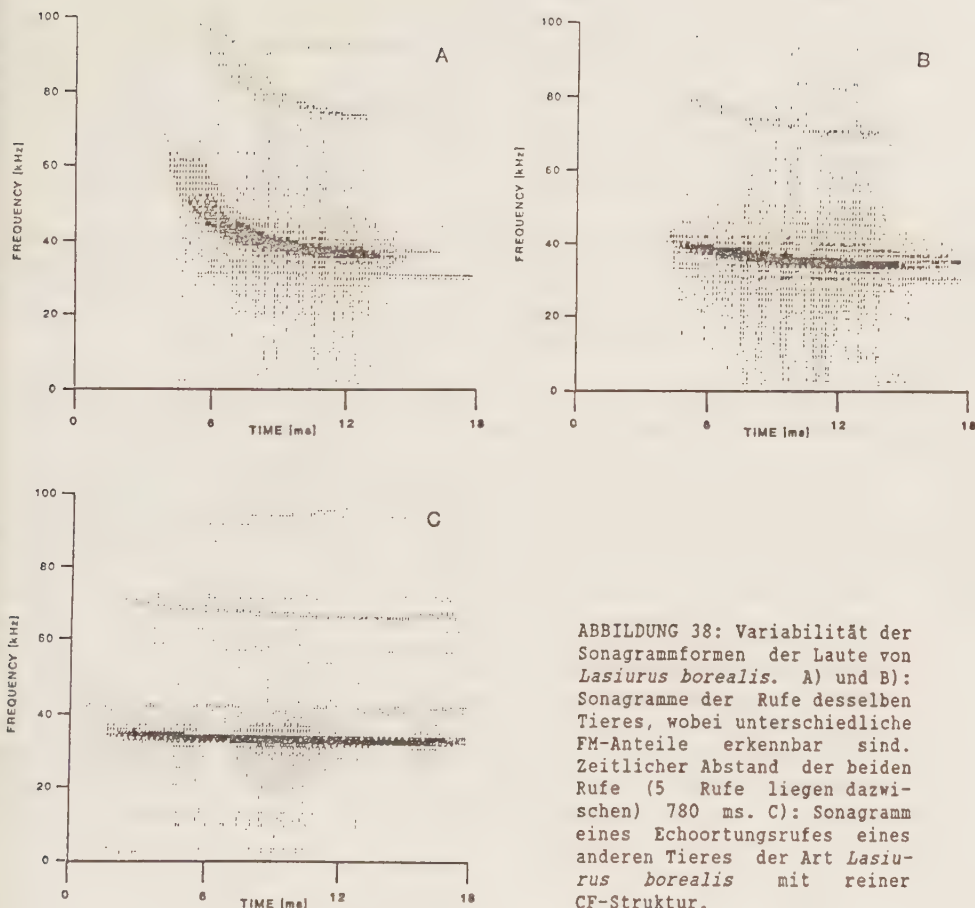


ABBILDUNG 38: Variabilität der Sonagrammformen der Laute von *Lasiurus borealis*. A) und B): Sonagramme der Rufe desselben Tieres, wobei unterschiedliche FM-Anteile erkennbar sind. Zeitlicher Abstand der beiden Rufe (5 Rufe liegen dazwischen) 780 ms. C): Sonagramm eines Echoortungsrufes eines anderen Tieres der Art *Lasiurus borealis* mit reiner CF-Struktur.

ABBILDUNG 38

4.5.3 Abfolge von Rufmustern ("Flip-Flops")

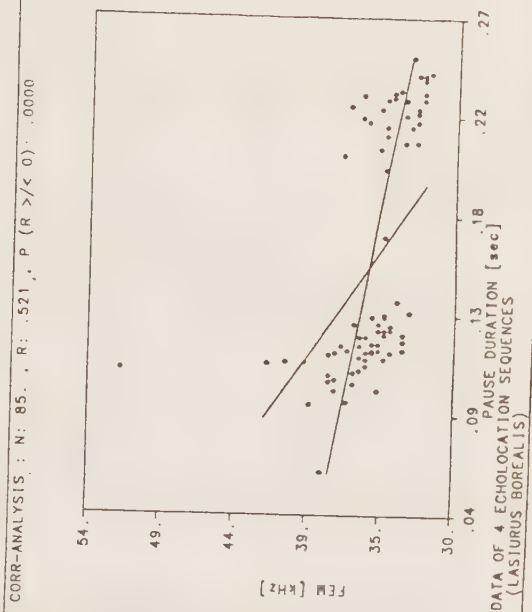
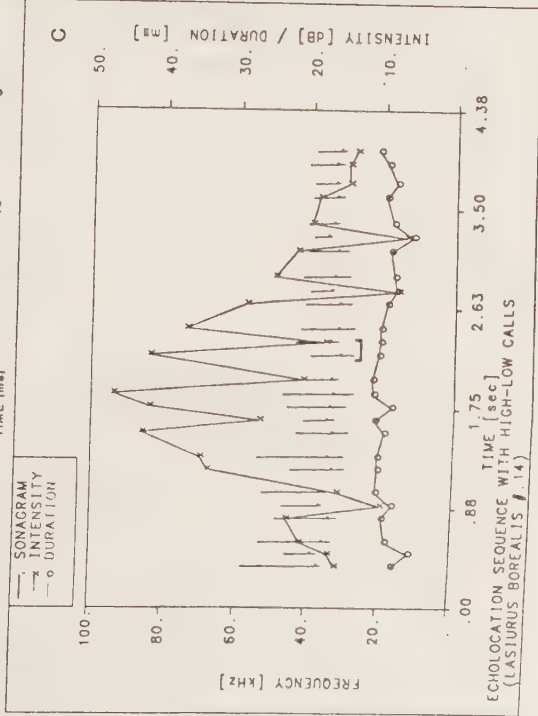
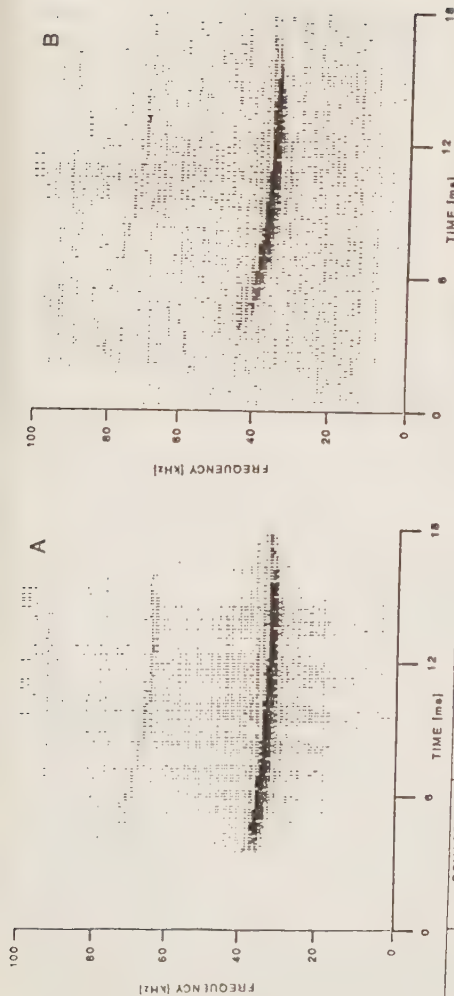
In vielen Echoortungssequenzen von *Lasiurus borealis* sind auffällige Muster der Intensitäten und Frequenzlagen aufeinanderfolgender Rufe erkennbar. Zwei gering unterschiedliche Typen von Echoortungsrufen werden dabei im Wechsel verwendet: Zum einen Rufe üblicher Lautstärke mit, relativ zum Mittelwert, um 2-4 kHz erniedrigter Frequenzlage und geringer Frequenzmodulation (Abbildung 39A) (Plops), zum anderen Rufe mit etwa 20 - 25 dB geringerer Intensität, einer höheren Frequenzlage (Plips, vgl. 4.4.2. Ortungsverhalten bei und nach Feeding Buzz), die

dem Mittelwert entspricht und einer deutlicheren, wenn auch nicht stark ausgeprägten Frequenzmodulation (Abbildung 39B). Die Rufe entstammen einer Echoortungssequenz, die von #.14 im Einzelflug aufgenommen wurde (Abbildung 39C). Das Tier flog im Verlauf der Sequenz tangential an der Aufnahmestelle vorbei. Der über die Zeit gemittelte Verlauf der Intensität widerspiegelt die Entfernung des Tieres vom Mikrophon. In dieser Aufnahme sind ausserdem die oberen Frequenzanteile beim Anflug, als Resultat der Gerichtetheit der Echoortungsrufe, besser erkennbar als beim Wegflug (vgl. 5.3. Richtcharakteristik der Lautaussendung).

Die beiden Ruftypen werden in unterschiedlichen zeitlichen Mustern eingesetzt. Beide Typen können im Verhältnis 1:1 abwechseln, oder es wird jeweils ein Ruf vom leiseren im Verhältnis 1:2 nach zwei des lauterer Typs ausgesendet. Diese zwei Muster sind in der Sequenzdarstellung Abbildung 39C (Mitte; 1:1, Ende; 1:2) ersichtlich. Die Rufdauer ändert sich im Verlauf der Sequenz kaum.

Die meisten Echoortungssequenzen von *Lasiurus borealis* weisen eine deutliche bimodale Verteilung der PD auf. Der Mittelwert von 154,8 ms tritt selten auf. Die Rufe folgen sich vielmehr, vor allem in Sequenzen der oben beschriebenen Art (Plip-Plops), im Abstand von ca. 110 ms oder im Abstand von ca. 220 ms. Die Rufabstände von 4 Sequenzen der Art, wie sie in Abbildung 39C gezeigt wird, aufgetragen gegen die Frequenz maximaler Energie (FEM), zeigen die in Abbildung 39D dargestellte Verteilung. In der Graphik fällt die Häufung der Punkte in den Zeitbereichen um 110 und 220 ms ins Auge. Eine Korrelationsanalyse weist ausserdem bei dieser Auswahl eine deutliche Korrelation zwischen der Lage von FEM und PD nach ($p < 0,0001$). Umgedeutet auf die beiden Lauttypen heisst dies, dass die niederfrequenten lauten Rufe bevorzugt nach einer längeren Pause auftreten, die höherfrequenten leisen dagegen eher nach einer kurzen Rufpause. Die Graphik sagt nichts aus über die PD nach, sondern über diejenigen vor den entsprechenden Vokalisationen! In der rechten Hälfte der Abbildung 39C, in der das Tier die Ruftypen im Verhältnis 2:1 einsetzt, ist zwischen zwei Rufen niedriger Frequenz und hoher Intensität der grössere Rufabstand gut erkennbar (Modellhaft: ---> - - - - -).

ABBILDUNG 39: A) + B): Sonagramme aufeinanderfolgender Rufe der in C) dargestellten Echoortungssequenz von *Lasiurus borealis*. Die dargestellten Rufe sind in der Sequenz, die in Teilbild C) dargestellt ist, mit markiert. Die Sequenz zeigt das Auftreten von Rufen unterschiedlicher Frequenzlage und Intensität in regelmässigen Mustern, die als "Plip-Plops" bezeichnet werden können. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20). D) Darstellung der Frequenz maximaler Energie in Funktion der entsprechenden zeitlichen Abstände der Rufe mit Korrelationsanalyse der Beziehung. Es liegt eine deutliche Beziehung zwischen den beiden Parametern vor ($p < 0,0001$). Die höherfrequenten Rufe treten vorzugsweise nach kürzeren Rufintervallen auf. 85 Rufe aus 4 Lautsequenzen wurden in der Darstellung verwertet.



4.5.4 Verhaltensspezifische Signaleigenschaften

Vier der sechs Tiere, deren Vokalisationen ausgewertet wurden, zeigten ein identisches Verhalten (Verhalten I) in Bezug auf die Echoortung, wenn sich Artgenossen in der Nähe aufhielten. Die restlichen zwei Individuen, die an unterschiedlichen Plätzen jagten, zeigten ein zweites, unter sich jedoch auch wieder übereinstimmendes Verhalten (Verhalten II).

Verhalten I :

Alle Tiere der ersten Gruppe (Analyse von 7 Sequenzen mit insgesamt 381 Rufen) verkürzten von Einzelflug zu Gruppenflug vor allem DU deutlich um ca. 2 - 3 ms. Da sich die Rufabstände nicht änderten, erniedrigten sich die DC ebenfalls signifikant. Zusätzlich erhöhten sich die spektralen Lagen von FEM und FMI signifikant. Durch eine tendenziellen Erhöhung von FMA entsteht eine nachweisbare Erhöhung der Bandbreite der Vokalisationen. Die zeitlichen Änderungen führen im weiteren zu einer Erhöhung der Steigungen der Sonagramme. Ausser für die über DU gemachten Aussagen, weicht jeweils eines der 4 Tiere (nicht immer dasselbe!) im Rufverhalten von den übrigen gemachten Aussagen ab. Die mittlere Intensität (ABSI) der Rufe aller 4 Tiere sinkt tendenziell ab, bei drei Tieren liegt eine statistische Sicherheit für die Absenkung von 95% vor. Die Abbildungen 40A-D verdeutlichen anhand der Mittelwertsonagramme die gemachten Aussagen über das Rufverhalten der vier Tiere.

Verhalten II :

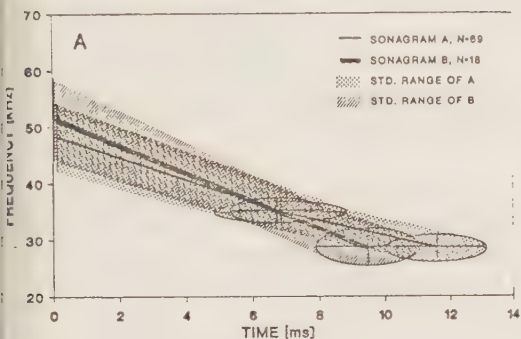
Die beiden Tiere der zweiten Gruppe (Analyse von 3 Sequenzen mit insgesamt 216 Rufen) änderten ausser der Intensität keinen Parameter ihrer Rufe. Die Intensität war aber nicht wie in der ersten Gruppe erniedrigt, sondern signifikant erhöht ($p < 0,0001$, resp. $p = 0,0055$). Beim einen Tier (#3.35) hatte sich ausserdem die Steigung der Rufe signifikant erniedrigt (ohne signifikante Änderung der Dauer oder Bandbreite). Das andere Tier (#.14), hatte im Verlauf der Aufnahmen den allgemeinen subjektiven Eindruck von aggressiver Verhaltensweise aufkommen lassen. Der Eindruck ist nicht quantifizierbar. Er beruht auf vielen Beobachtungen des Flugverhaltens des Tieres in Begegnungen mit Artgenossen, die während ca. 60 Beobachtungsnächten gemacht wurden. Das Tier #3.35 konnte weit weniger beobachtet werden. Sein Verhalten lässt sich deswegen nicht wie das von #.14 qualifizieren. Die Abbildungen 40E+F zeigen die Mittelwertsonagramme dieser beiden Tiere in Einzelflug und Gruppenflug zum Vergleich mit der ersten Gruppe.

ABBILDUNG 40: Darstellung der Änderungen der Ortungslaute bei Anwesenheit von Artgenossen in den sechs untersuchten Individuen von *Lasiurus borealis* in Form von Mittelwertsonagrammen.

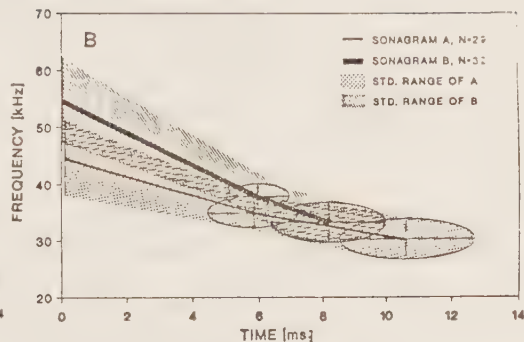
A) - D) Mittelwertsonagramme der vier Tiere, die im Gruppenflug (Sonogramm B) relativ zum Einzelflug (Sonogramm A) 2-3 ms kürzere Rufe verwenden. Zusätzlich erhöhen jeweils drei der Tiere die obere Frequenz (A, B, C) respektive die Frequenz maximaler Energie und die niedrigste Frequenz (B, C, D). Alle Tiere erniedrigten die Intensität der Laute. Dies wurde im Text als Verhalten I bezeichnet.

E) + F): Mittelwertsonagramme der Tiere, die im Gruppenflug (Sonogramm B) relativ zum Einzelflug (Sonogramm A) keine Änderung der Lautparameter zeigten, ausser einer gesicherten Erhöhung der Rufintensität. Dies wurde als Verhalten II definiert. In jeder Darstellung verdeutlicht Sonogramm A jeweils das Verhalten im Einzelflug, Sonogramm B dasjenige im Gruppenflug. Die Tiernummern sind in den Teilbildüberschriften angeführt. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23).

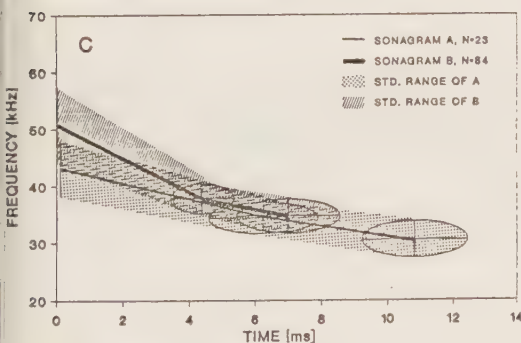
AVG. SONAGRAMS OF LASIURUS BOREALIS
#23 SC, A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



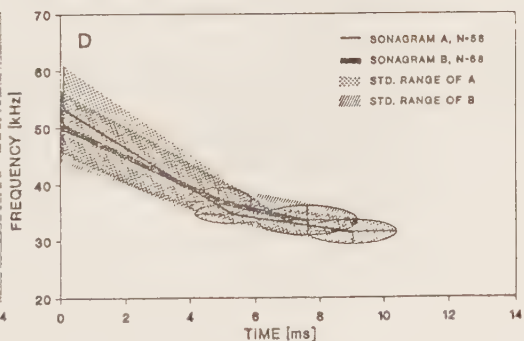
#2.23 SC, A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



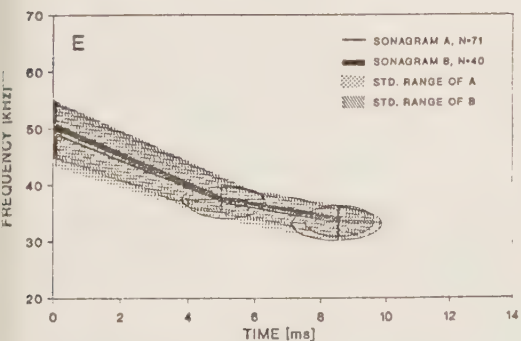
#5.53 SC, A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



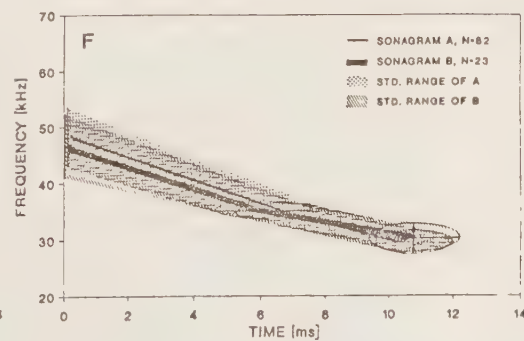
#.45 SC, A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



#.14, SC A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



#3.35 SC, A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



In Abbildung 41 wird der Verlauf einer Ortungssequenz veranschaulicht, während der *Lasiurus borealis* #5.53, ein Tier, das Verhalten I zeigte, dem oben erwähnten Tier #.14 begegnet. Die Teilbilder A bis H zeigen die fortlaufenden Sonagramme der Rufe der beiden Tiere, die Zugehörigkeit ist jeweils beschriftet. Tier #5.53 setzt sich durch die kurzen und steilen Rufe deutlich von Tier #.14 ab, welches in seiner Rufcharakteristik wie beschrieben, verharret und ein "Plip-Plop"-Muster zeigt, das vergleichbar ist zur Einzelflugsituation. Ein Vergleich der Mittelsonagramme von Tier #5.53 (Abbildung 40C) mit denen von Tier #.14 (Abbildung 40E) lässt erkennen, dass auch #5.53 im Einzelflug ähnliche Signalformen verwendet wie #.14.

Der Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungsrufen über die Zeit in dieser Sequenz ist in Teilbild 41I dargestellt. Die als Sonagramme in Abbildung 41A-H gezeigten Rufe liegen, in der Reihenfolge der Darstellung, innerhalb des mit  gekennzeichneten Bereiches (Rufe mit Buchstaben markiert). Während dieser Begegnung zweier *Lasiurus borealis* änderten beide Tiere das Muster ihrer Rufabstände nicht. Die prinzipielle bimodale Verteilung der PD (Abbildung 41K) ist identisch mit den aus Aufnahmen von Tieren im Einzelflug bekannten Mustern (vgl. Abbildung 39D).

In Tabelle 4, Spalte L sind die Durchschnittswerte aller ausgewerteten Rufe von markierten Tieren in der Klasse Gruppenflug aufgeführt. Der statistische Vergleich mit der Klasse Einzelflug (Spalte I) zeigt ähnliche Resultate wie bereits für das Verhalten I oben erwähnt. DU sinkt ab, FEM, FMI und hier auch FMA werden erhöht, INCL steigt an und der DC sinkt ab.

ABBILDUNG 41: A) - H) Sonagramme von Lauten von *Lasiurus borealis* #5.53 und #.14 im Verlauf der in Teilbild I dargestellten Ortungssequenz (Gruppenflug). Die Tierzugehörigkeit der Rufe ist in der unteren rechten Ecke der Teilbilder A-H bezeichnet. (Weitere Erläuterungen zu den Sonagrammen wie Abbildung 14A). Das Lautmuster von Tier #5.53 unterscheidet sich drastisch von demjenigen des anderen Tieres (#.14). Es ist zu beachten, dass #5.53 im Einzelflug ähnlich ruft wie #.14 in dieser Sequenz.

Teilbild I) Darstellung des Verlaufes der Frequenz und der Dauer der Laute, die in A-H dargestellt sind, als Ortungssequenz. Spektrale und temporale Parameter der Laute sind deutlich unterschiedlich zwischen den beiden Tieren. Die Lage der Sonagramme A-H ist in der Sequenz innerhalb  beschriftet. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

Teilbild K) Verteilung der Rufabstände (PD) der beiden Tiere. Keines der Tiere ändert im Gruppenflug die Pulsrepetitionsrate relativ zum Einzelflug (vgl. Abbildung 39D). Ausgefüllte Histogramme, Mittelwert (m*) und Standardabweichung (s*) stammen von Rufen des Tieres #5.53 (Sonogramm A in Teilbild I) nicht ausgefüllte Histogramme, Mittelwert (m) und Standardabweichung (s) stammen von Rufen des Tieres #.14 (Sonogramm B in Teilbild I). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 21B).

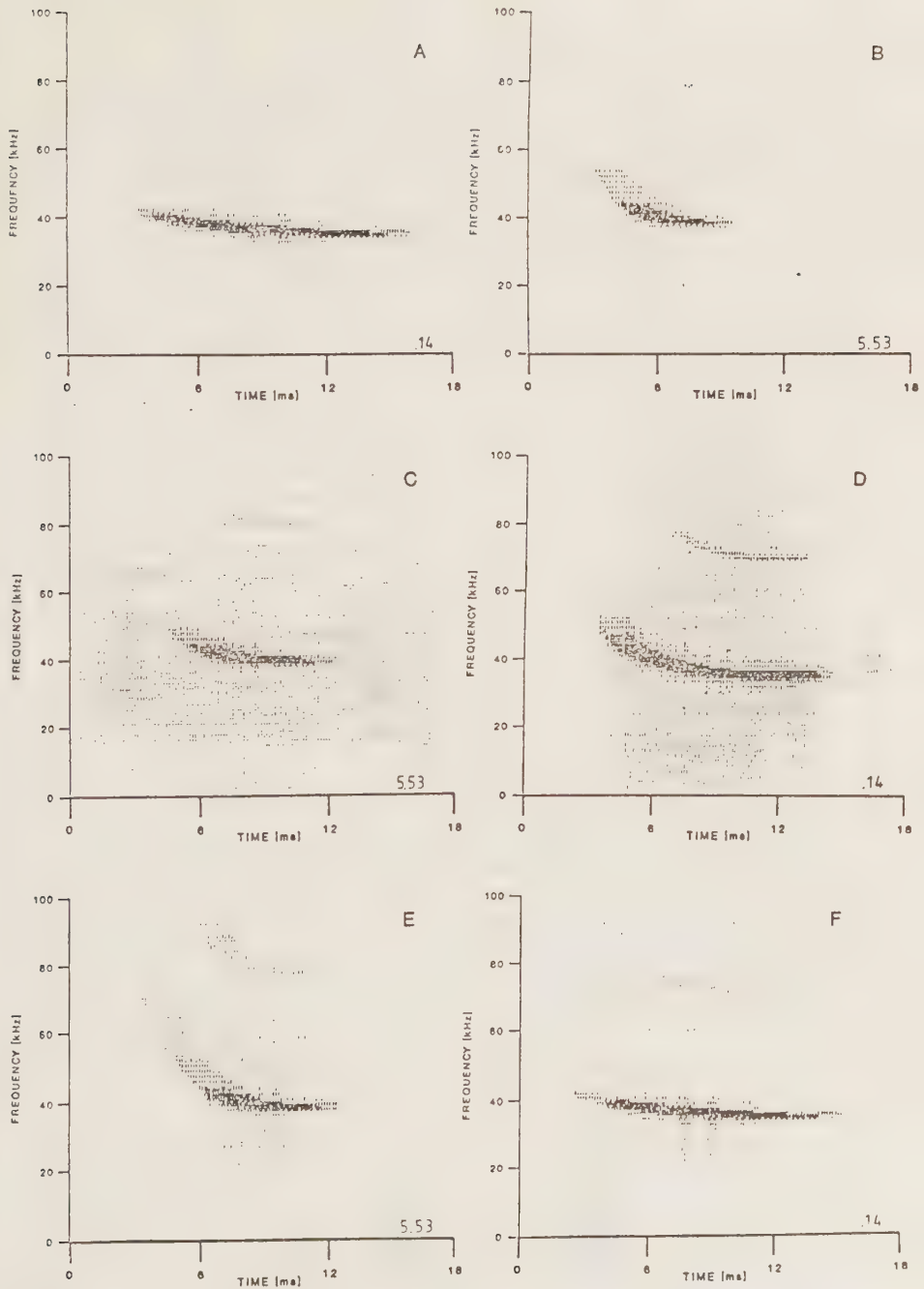


ABBILDUNG 41

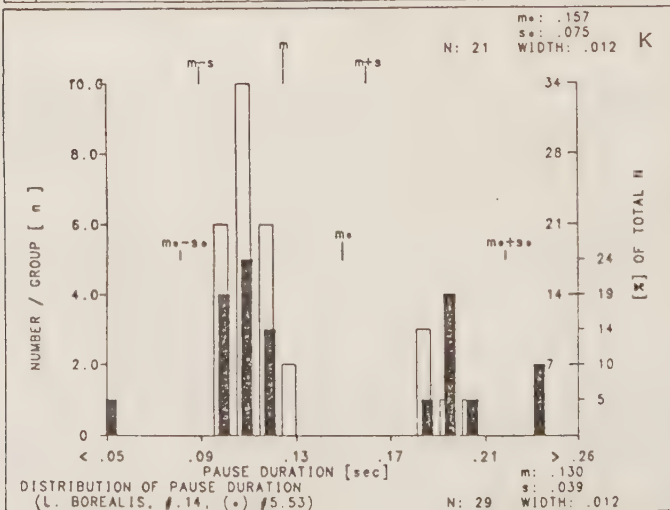
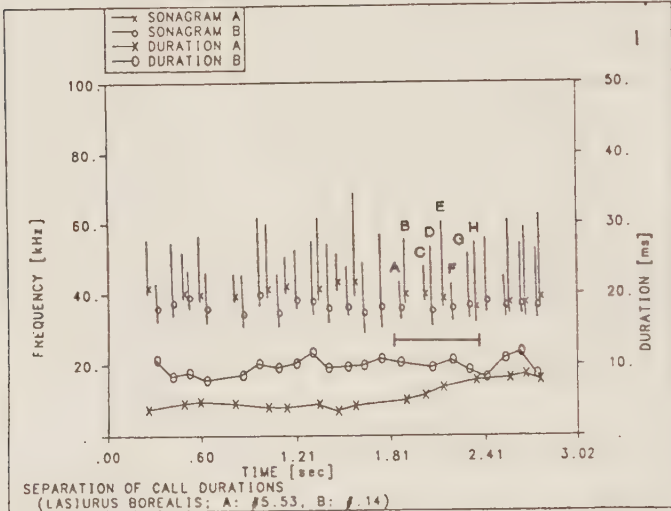
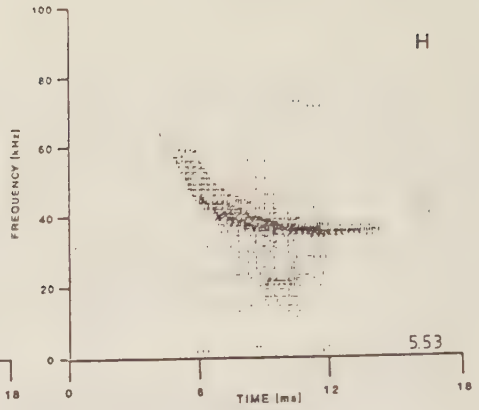
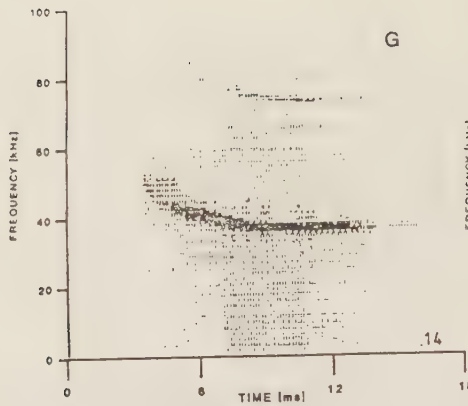


ABBILDUNG 41

4.5.5 Individuenspezifische Signaleigenschaften

Von den sechs Tieren, deren Vokalisationen zur Auswertung herangezogen wurden, jagten vier am Haupteingang (Maingate - MG), die anderen zwei an jeweils getrennten Plätzen (Riverside - R, Dunes - D, vergl. Tabelle 1). Von jedem Tier wurden die Parametermittelwerte aller Rufe der Kategorie Einzelflug statistisch gegen die entsprechenden Parameter aller anderen Tiere verglichen. Die sich ergebenden 15 möglichen Vergleiche lassen sich logisch in zwei Klassen einteilen. Die erste Gruppe umfasst 6 Vergleiche zwischen Tieren die in demselben Gebiet jagten, sich entsprechend auch regelmässig begegneten (Gruppe A). Die zweite Gruppe enthält die 9 restlichen Vergleiche zwischen Tieren unterschiedlicher Jagdplätze, zwischen Tieren also, die sich soweit überblickbar, nie begegnet sind (Gruppe B). Die Resultate der 15 Vergleichsmöglichkeiten sind unterschiedlich, zeigen aber innerhalb der beiden Gruppen jeweils eine Tendenz auf. Um sie zusammenfassend darstellen zu können, wurden in jeder Gruppe zuerst alle Rufparameter von jedem Tier gegen die Parameter der anderen Tiere verglichen. Die errechneten Signifikanzen für eine Unterscheidung der Parameter wurden dann innerhalb der Gruppe über alle Tiere gemittelt. Ein hoher Mittelwert deutet darauf hin, dass der entsprechende Parameter im Mittel der Tiervergleiche häufig unterschiedlich ist. Sinngemäss zeigt ein tiefer Wert an, dass sich der Parameter im Mittel in den Tiervergleichen wenig unterscheidet. Es ist zu beachten, dass ein Vergleich von gemittelten Signifikanzen kein statistisch exaktes Verfahren darstellt, für eine Betrachtung von tendenziellen Änderungen aber aussagekräftig erscheint.

Nimmt man den willkürlichen Wert von 95% (0,95) als Grenze für eine Beurteilung dieser Signifikanzmittelwerte, so zeigt sich, dass die Werte der gemittelten Vergleiche für alle Parameter in der Gruppe B tiefer liegen. Die Vergleichswerte der Gruppe A liegen hingegen für die Parameter DU, FMI, DF und INCL über der Schwelle. Dies bedeutet, dass sich Tiere, die das gleiche Jagdgebiet teilen, im Durchschnitt tendenziell unterscheiden in der Rufdauer (DU), Lage der tiefsten Ruffrequenz (FMI), Bandbreite (DF) und Steigung der Sonagramme (INCL) ihrer Rufe. Tiere die in unterschiedlichen Gebieten jagen, sind im Durchschnitt nicht unterscheidbar. Die Differenz der Irrtumswahrscheinlichkeit p zwischen den beiden Gruppen ist für DF mit 0,068 relativ klein, diejenige von INCL ist mit 0,02 noch geringer. Die beiden Parameter FMI und DU unterscheiden sich mit 0,12 resp. 0,216 bedeutend deutlicher. Abbildung 42A stellt die gemittelten Signifikanzen aller Parameter der Gruppe A dar, 42B zeigt dasselbe für die Gruppe B. Die über alle Parameter aller Vergleiche gemittelten Signifikanzen wurden in die rechte obere Ecke der Darstellungen eingefügt (MW).

Die Bildung des Durchschnittes der Unterscheidungssignifikanzen verwischt die Art der einzelnen Unterschiede der Tiervergleiche. Die aus den Werten der 6 Tiere erstellbaren 15 vergleichenden Mittelwertsonagramme (hier nicht dargestellt!) machen deutlich, dass sowohl in Gruppe A als auch B Tierkombinationen auftreten, die entweder kaum oder sehr gut unterscheidbar sind. Die Zahl der unterscheidbaren Kombinationen überwiegt aber prozentual in Gruppe A, während in Gruppe B in der Mehrzahl der Kombinationen kein Unterschied erkennbar ist.

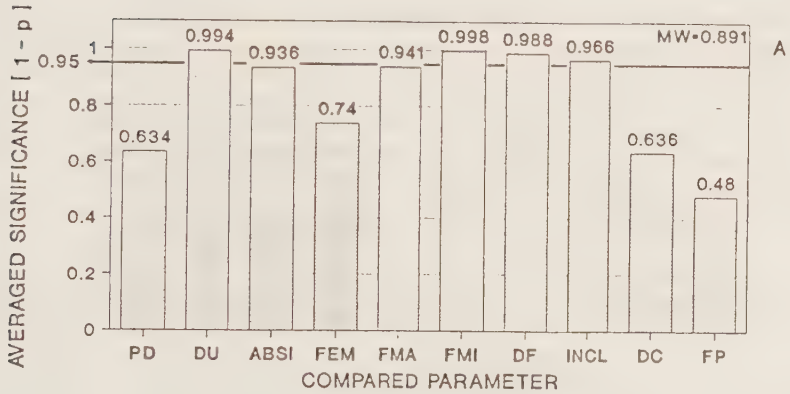
ABBILDUNG 42: Unterscheidbarkeit von Mittelwerten der Lautparameter zwischen individuellen *Lasiurus borealis*. Jeder Rufparameter wurde mit den entsprechenden Wert von allen anderen Tieren verglichen, und die Signifikanz für eine Unterscheidung der Vergleichswerte errechnet. Bei sechs markierten Tieren ergaben sich 15 mögliche Vergleiche, d.h. für jeden Parameter ergaben sich 15 Signifikanzen für eine Unterscheidbarkeit. Die Vergleiche von Tieren, die auf identischen Jagdplätzen (same environment) jagten (vier Tiere am Main Gate → 6 Vergleiche) wurden zusammengefasst. Die Signifikanzen, mit denen die Parameter in den einzelnen Vergleichen trennbar waren, wurden für jeden Parameter über diese 6 Vergleiche gemittelt. Entsprechend wurden die Vergleiche zwischen Tieren zusammengefasst, die auf verschiedenen Jagdplätzen (different environment) beobachtet worden waren (je ein Tier in Riverside und Dunes, je auch verglichen mit den vier Tieren von Main Gate → 9 Vergleiche). Auch hier wurden die Signifikanzen, mit denen die Parameter in den einzelnen Vergleichen trennbar waren, für jeden Parameter über diese 9 Vergleiche gemittelt. Vergleichene Parameter: Pausendauer (PD), Rufdauer (DU), Intensität der Laute (ABSI), Frequenz maximaler Energie (FEM), höchste Frequenz (FMA), tiefste Frequenz (FMI), Bandbreite (DF), Abfall der Frequenz pro Zeit (INCL), Duty-cycle (DC) und prozentualer Anteil der Rufdauer, während der die Amplitude abnahm (FP). Der Mittelwert der Signifikanzen wurde als Histogramm (Y-Achse, averaged significance) für jeden Vergleichsparameter (X-Achse, compared parameter) aufgetragen.

Teilbild A) Vergleich von jeweils zwei Tieren, die am gleichen Platz jagten (same environment). Mittelwerte der Signifikanzen, mit denen der Mittelwert eines bestimmten Parameters in 6 Vergleichen zwischen zwei Individuen der Art *Lasiurus borealis* unterschieden werden kann. Lesebeispiel: Im Durchschnitt kann der Parameter DU zwischen zwei Tieren, die das Jagdgebiet teilen, mit einer Sicherheit von 99,4% unterschieden werden. Eine willkürliche Schwelle von 95% ist eingezeichnet.

Teilbild B) Dasselbe Darstellung der gemittelten Unterscheidungssicherheiten für 9 Vergleiche zwischen jeweils zwei Tieren, die in unterschiedlichen Arealen jagten (different environment). Für keinen der Parametervergleiche wird hier im Mittelwert die 95%-Grenze der Signifikanz für eine Unterscheidung überschritten.

Diese Abbildung verdeutlicht mit anderen Worten, dass sich die Rufparameter zwischen Tieren, die im gleichen Gebiet jagen, deutlicher unterscheiden lassen, als zwischen Tieren, die an verschiedenen Plätzen jagen. In beiden Darstellungen sind die Mittelwerte (MW) aller eingetragenen Zahlen eingezeichnet.

AVERAGED SIGNIFICANCE OF MEAN-DIFFERENCE
6 *Lasiurus borealis* in same environment



9 *L. borealis* in different environment

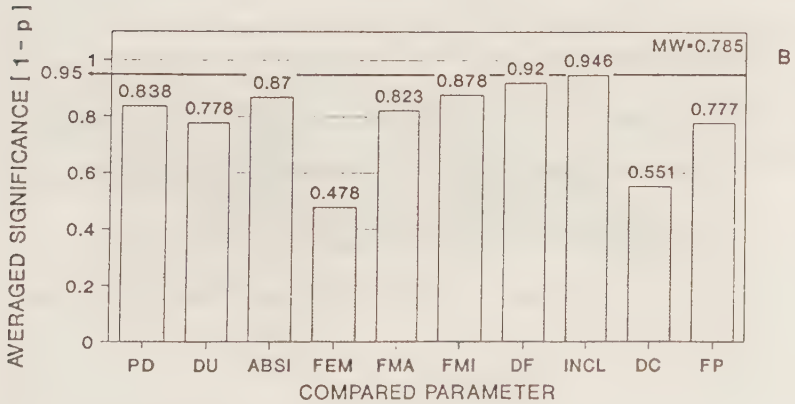


ABBILDUNG 42

Aus Abbildung 43 lassen sich ebenfalls Unterschiede zwischen den eingetragenen Tieren herauslesen. Die Lage der Rufe der vier Tiere, die am Main Gate aufgenommen worden sind, wurden in der Darstellung in Abhängigkeit von DU (X-Achse), FEM (Y-Achse) und FMI (Z-Achse) eingetragen. Die Positionen für den Fall des Einzelfluges liegen jeweils an der Pfeilbasis. Ein Vergleich zeigt zwischen jedem der Tiere meist deutliche Unterschiede der relativen Lage der Rufe.

Zusätzlich ist an der Pfeilspitze jeweils die Lage der Rufparameter der einzelnen Tiere im Gruppenflug eingezeichnet. Die Richtung und Länge der Pfeile unterstreichen zusätzlich die im vorigen Abschnitt (5.4. Verhaltensspezifische Signaleigenschaften) gemachte Trennung der Verhalten in zwei Gruppen. *Lasiurus borealis* #.14, im vorhergehenden Abschnitt bei Verhalten II eingeteilt, ändert die verwendeten Rufparameter kaum. Ausserdem ist die geringe Änderung anders gerichtet als bei den übrigen, im Verhalten zur Gruppe I zu zählenden Tiere.

ABBILDUNG 43

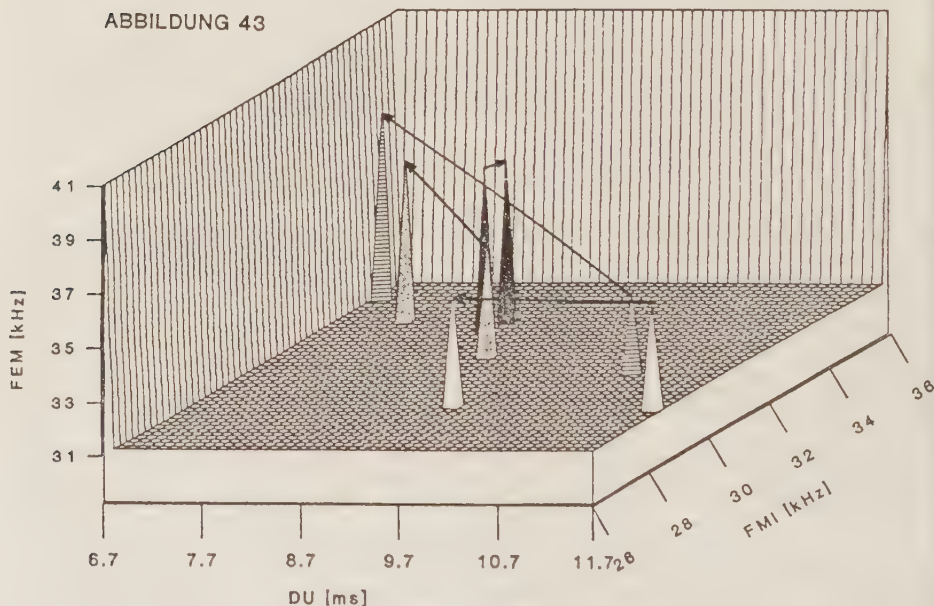


ABBILDUNG 43: Mittlere Suchortungslaute von 4 *Lasiurus borealis*, die am Main Gate jagten, dargestellt anhand der drei Parameter Rufdauer (DU), tiefste Frequenz (FMI) und Frequenz maximaler Energie (FEM). Die Pfeile zeigen die Richtung der mittleren Verhaltensänderung an, die auftritt, wenn ein zweites Tier in Hörweite jagt. Die Pfeilbasis steht entsprechend für die Parameter im Einzelflug, die Spitze für diejenigen im Gruppenflug. Zuordnungen: Weiss = Tier #.23; gestreift = Tier #5.53; grau gerastert = Tier #.45; schwarz = Tier #.14. Tier #.14 ändert das Verhalten wenig und in anderer Weise, als die anderen drei Individuen, wenn sich Artgenossen in der Nähe befinden (vgl. auch Abbildung 40A,C,D und E).

4.5.6 Gebietsspezifische Signaleigenschaften

Der frei bejagbare Luftraum am Maingate erstreckt sich über einer kleineren Bodenfläche als dies in Riverside und Dunes der Fall ist. Ausserdem ist die Form des Jagdareales am Maingate durch unregelmässig verlaufende Waldränder stärker strukturiert. Die beiden grossen Plätze Riverside und Dunes sind in Bezug auf die räumlichen Verhältnisse als identisch zu betrachten. Für eine vergleichende Betrachtung der Rufe aller markierten Tiere in Abhängigkeit der Aufnahmeplätze, wurden alle Auswertungen in vier Gruppen eingeteilt.

Gruppe 1: Tiere von Maingate, Einzelflug	[A]
Gruppe 2: Tiere von Maingate, Gruppenflug	[C]
Gruppe 3: Tiere von Riverside und Dunes, Einzelflug	[E]
Gruppe 4: Tiere von Riverside und Dunes, Gruppenflug	[H]

Die Angaben in eckigen Klammern beziehen sich auf die Bezeichnung der Spalte in Tabelle 4, in der die entsprechenden Werte, resp. die Resultate der statistischen Vergleiche, aufgeführt sind.

Vergleiche zwischen diesen Gruppen wurden für folgende vier Fälle durchgeführt:

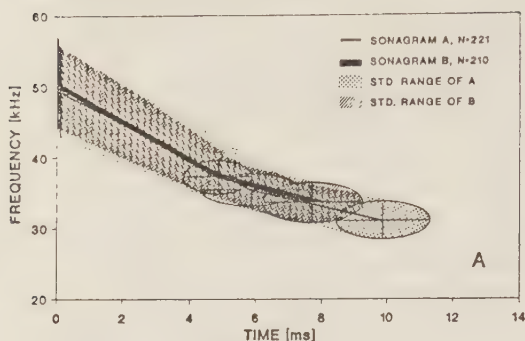
Vergleich I : Gruppe 1 gegen Gruppe 2	[B]	(Abbildung 44A)
Vergleich II : Gruppe 3 gegen Gruppe 4	[F]	(Abbildung 44B)
Vergleich III: Gruppe 1 gegen Gruppe 3	[D]	(Abbildung 44C)
Vergleich IV : Gruppe 2 gegen Gruppe 4	[G]	(Abbildung 44D)

Aus den Vergleichen I und II ergeben sich in der Hauptsache die bereits aus dem Vergleich aller Rufe bekannten Beobachtungen der verhaltensspezifischen Änderungen (Tabelle 4, Spalte K). Die Rufe werden unabhängig vom Jagdgebiet kürzer und FMI und FEM werden erhöht. Vergleich II zeigt ausserdem, dass die Tiere auf den Plätzen Riverside und Dunes im Gruppenflug zusätzlich FMA signifikant anheben, INCL und DC sich aber nicht signifikant ändern. Abbildung 44A und 44B zeigen die Mittelwertsonagramme der Vergleiche I und II.

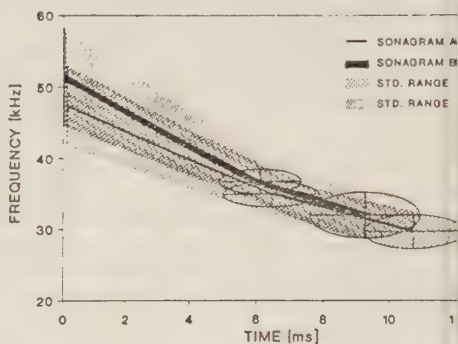
Die Vergleiche III und IV der Rufe identischer Verhaltenssituationen an verschiedenen Aufnahmeorten zeigen beide signifikant längere DU und niedrigere FMI an den Aufnahmeorten Riverside und Dunes. Ausserdem macht Vergleich III deutlich, dass die Tiere in Einzelflug am Maingate deutlich kürzere PD zeigten, als an den Plätzen Dunes und Riverside. Mit anderen Worten, die Echoortungsrufe sind verhaltensunabhängig auf den räumlich ausgedehnteren Plätzen länger (ca. 1 ms) und reichen im Spektrum etwa 1,5 kHz tiefer als dies auf dem kleineren Platz der Fall ist. Zusammen mit den um 17% längeren Rufabständen, könnten die Rufe in den beiden räumlich unterschiedlichen Jagdsituationen die Ortungstiefe von *Lasiurus borealis* widerspiegeln. Für Maingate lässt sich aus PD eine maximale Reichweite von etwa 25 m, für die beiden anderen Aufnahmeplätze eine solche von 30 m errechnen. Abbildung 44C und 44D zeigen die Vergleiche III respektive VI in der Darstellung der Mittelwertsonagramme.

A/V.G. SONAGRAMS OF LASIURUS BOREALIS

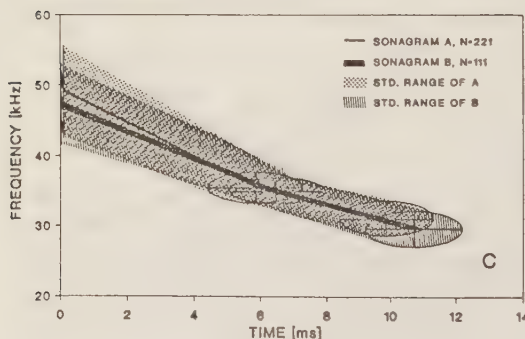
SC MG; A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



SC R+D; A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



SC SINGLE FLIGHT; A: MG, B: R + D



SC GROUP; A: MG, B: R+D

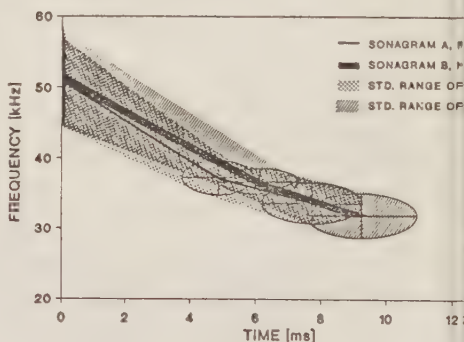


ABBILDUNG 44: Mittelwertsonagramme der Suchrufe von *Lasiurus borealis*.

Teilbild A) Tiere, die am Main Gate jagten; Sonagramm A: Einzelflug, Sonagramm B: Gruppenflug.

Teilbild B) Tiere, die in Riverside oder Dunes jagten; Sonagramm A: Einzelflug, Sonagramm B: Gruppenflug.

Teilbild C) Einzelflug; Vergleich der Tiere von Main Gate (Sonagramm A) mit denjenigen von Riverside + Dunes (Sonagramm B).

Teilbild D) Gruppenflug; Vergleich der Tiere von Main Gate (Sonagramm A) mit denjenigen von Riverside + Dunes (Sonagramm B). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23). Unabhängig vom Jagdplatz sind die Ortungslaute im Gruppenflug kürzer als im Einzelflug (Teilbilder A und B). Unabhängig vom Verhalten sind die Ortungslaute am Main Gate (Kleinerer Aufnahmeplatz) kürzer (Teilbilder C und D; vgl. auch Tabelle 4) als in Riverside und Dunes.

4.6 *Lasiurus cinereus*

4.6.1 Charakteristika der Echoortungsrufe der Suchphase

262 der insgesamt 433 ausgewerteten Echoortungsrufe von markierten Tieren der Art *Lasiurus cinereus* entstammen aus der Verhaltensklasse Einzelflug. Die Rufe stammen von 6 der 12 markierten Tiere. Drei der Individuen jagten am Platz Riverside (R), die restlichen drei in Burley (B) oder Dunes (D).

Bezüglich der zeitlichen Parameter und des Verlaufes der Sonagramme gleichen sich die Rufe von *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* sehr stark. Die geringste Gemeinsamkeit liegt in der Frequenzlage der Rufe. Mit einer Frequenz maximaler Energie (FEM) von 21,3 {15,8 - 29,2} kHz liegen die Rufe von *Lasiurus cinereus* relativ zu *Lasiurus borealis* spektral rund 14 kHz tiefer. Ähnliches gilt für den Wert höchster Frequenz (FMA), der mit 30,5 {18,9 - 50,5} kHz etwa 18,2 kHz niedriger ist als der Wert der Schwesterart und die Zahl für die tiefste Frequenz (FMI), welche mit 17,5 {9,8 - 25,6} kHz im Vergleich um 15,8 kHz differiert. Die Laute weisen eine gemittelte Dauer (DU) von 10,0 {max: 19,8} ms auf und folgen sich im Durchschnitt in Abständen (PD) von 222,2 ms. Die PD ist damit 43,4% länger als bei der kleineren Art. Die Bandbreite (DF) mit 13,3 kHz, der Abfall der Frequenz über die Zeit (INCL) mit 1,6 kHz/ms und der Duty-Cycle (DC) mit 5,0% fallen ebenfalls deutlich geringer aus. Die Mittelwerte (MW), die Standardabweichungen (SD) und die Variationskoeffizienten (CV) der im Einzelflug gemessenen Parameter sind in Tabelle 5, Spalte SC (Suchrufe), sowie Tabelle 6, Spalte I aufgeführt. Ein Sonagramm eines durchschnittlichen Ortungslautes ist in Abbildung 45A zu erkennen. Die Abbildung 45B zeigt die Zeitfunktion und Abbildung 45C das Leistungsspektrum des entsprechenden Signales. Auch bei *Lasiurus cinereus* sind in sämtlichen Sonagrammen, die von Lauten guter Aufnahmequalität stammen, mehrere Harmonische zu erkennen. Die erste Harmonische ist immer die lauteste, die ein bis drei zusätzlichen sind häufig von unterschiedlicher relativer Intensität. Folgende Intensitätsverteilungen der x-ten Harmonischen [H(x)], wurden gefunden (in der Reihenfolge der Häufigkeit aufgeführt):

H1 > H2 > H3 > H4 (vgl. Abbildung 45A)

H1 > H2 > H4 > H3 (vgl. Abbildung 46A)

H1 > H3 > H2 > H4 (vgl. Abbildung 49C)

Die Intensitäten der zweitlautesten Obertöne liegen auch bei dieser Art ca. 25 - 30 dB tiefer als diejenigen der spektralen Hauptkomponenten.

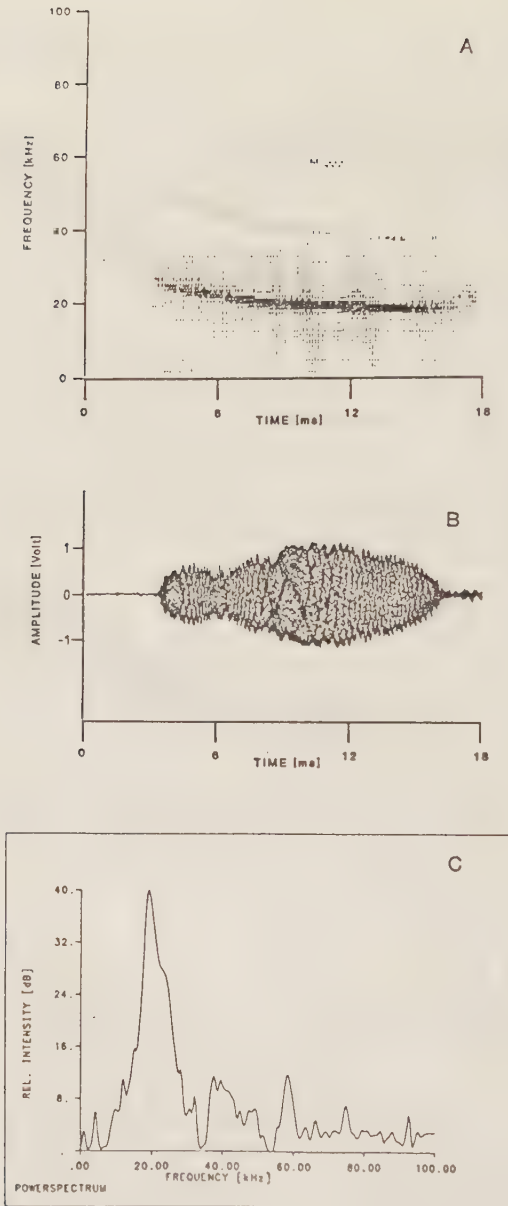


ABBILDUNG 45:
A) Sonogramm,
B) Umhüllende und
C) Leistungsspektrum
eines repräsentativen
Ortungslautes von
Lasiurus cinereus.

ABBILDUNG 45

PARAMETER	Feeding Buzz			"Plip-Plop"	
	SC	AC	FC	LOW CALLS	HIGH CALLS
Pausendauer:					
PD [ms] ; MW:	222,23	54,78	13,88	244,75	202
PD [ms] ; SD:	76,76	29,99	10,05	57,43	53
PD [%] ; CV:	34,54	54,75	72,41	23,46	26,24
PD ; N :	252	54	43	12	8
Rufdauer:					
DU [ms] ; MW:	10	4,91	1,67	13,57	9,53
DU [ms] ; SD:	2,36	2,30	,46	2,04	2,27
DU [%] ; CV:	23,60	46,84	27,54	15,03	23,82
DU ; N :	262	54	43	12	8
Intensität:					
ABSI [dB] ; MW:	35,55	28,80	19,84	41,08	13,25
ABSI [dB] ; SD:	10,02	3,02	5,21	4,89	4,77
ABSI [%] ; CV:	28,19	10,49	26,26	11,90	36
ABSI ; N :	262	54	43	12	8
Freq. max. Int.:					
FEM [kHz] ; MW:	21,31	24,49	26,74	18,48	22,86
FEM [kHz] ; SD:	2,48	2,72	2,94	,76	1,58
FEM [%] ; CV:	11,64	11,11	10,99	4,11	6,91
FEM ; N :	262	54	43	12	8
Höchste Freq.:					
FMA [kHz] ; MW:	30,53	42,20	38,01	23,59	29,58
FMA [kHz] ; SD:	5,38	3,74	3,79	1,93	2,75
FMA [%] ; CV:	17,62	8,86	9,97	8,18	9,30
FMA ; N :	262	54	43	12	8
Tiefste Freq.:					
FMI [kHz] ; MW:	17,50	16,22	19,31	15,03	20,10
FMI [kHz] ; SD:	2,74	1,56	2,76	1,05	1,58
FMI [%] ; CV:	15,66	9,62	14,29	6,99	7,86
FMI ; N :	262	54	43	12	8
Bandbreite:					
DF [kHz] ; MW:	13,03	12,25	11,06	8,40	9,48
DF [kHz] ; SD:	3,63	4,15	4,44	1,37	3,25
DF [%] ; CV:	27,86	33,88	40,14	16,31	34,28
DF ; N :	262	54	43	12	8
Steigung:					
INCL [kHz/ms] ; MW:	1,55	8,65	12,81	,65	1,02
INCL [kHz/ms] ; SD:	,97	2,95	3,12	,19	,33
INCL [%] ; CV:	62,58	34,10	24,36	29,23	32,35
INCL ; N :	262	54	43	12	8
Duty-cycle:					
DC [%] ; MW:	5,01	12,62	17,01	5,88	4,83
DC [%] ; SD:	1,57	5,14	4,86	1,13	1,25
DC [%] ; CV:	31,34	40,73	28,57	19,22	25,88
DC ; N :	252	54	43	12	8
Proz. Zeit sink. Ampl.:					
FP [%] ; MW:	47,17	33,58	29,83	56,34	44,21
FP [%] ; SD:	17,91	21,10	31,10	12,33	26,14
FP [%] ; CV:	37,97	62,84	104,26	21,89	59,13
FP ; N :	262	54	43	12	8

TABELLE 5: Charakteristika der Echoortungsrufe von *Lasiurus cinereus* im Einzelflug während Feeding Buzz (in den Spalten 2-4) sowie Gegenüberstellung der Rufdaten aus einer Sequenz mit Rufen wechselnder Frequenz- und Intensitätslage (vgl. Text 4.6.4. Abfolge von Rufmustern ("Plip-Plops")) (in den Spalten 5 und 6). SC: Suchrufe, AC: Rufe der Annäherungsphase, FC: Feeding Buzz Rufe, MW: Mittelwert, SD: Standardabweichung, CV: Variationskoeffizient, N: Anzahl ausgewerteter Signale, die den Werten zugrundeliegen. Die Rufparameter sind in Abschnitt 4.1., Einführung in die Resultate, genauer erläutert.

4.6.2 Variabilität der Sonagrammverläufe

Wie auch bei *Lasiurus borealis* sind bei *Lasiurus cinereus* deutliche Variationen der Sonagrammverläufe beobachtbar. Die Rufe können, vor allem in langanhaltenden Suchphasen im Einzelflug, vom mittleren FM-CF-Muster in Richtung zu deutlichen CF-Signalen ohne erkennbare FM-Anteile abweichen (Abbildung 46A). Die Tiere können bei normalen Suchrufen andererseits auch den CF-Teil in der Intensität sehr rudimentär gestalten, aber ohne ihn ganz wegzulassen, und den FM-Teil stark verstärken. Dadurch entstehen eigentümliche Sonagrammformen, die vor allem wiederholt bei zwei Individuen (#13. und #53.) beobachtet werden konnten (Abbildung 46B, Zeitfunktion des dazugehörigen Signales in 46C). Da diese Muster nur bei den beiden *Lasiurus cinereus*, oft auch über mehrere Rufe hinweg, zu beobachten waren, ist ein Artefakt der Aufnahme auszuschliessen (vgl. 5.2. Charakteristika der Aufnahmeapparaturen). Diese Annahme wird gestützt durch die Beobachtung, dass vor allem #53. fließende Übergänge der CF-Reduktion bis zu einem FM-Signal zeigte, das in der Form mit Sonagrammen von *Eptesicus fuscus* zu vergleichen ist. Diese Rufe traten vor allem bei Gruppenflug auf, sie könnten dort als eine Form von jamming avoidance response (JAR) interpretiert werden. Ausserdem ist in Ortssequenzen, die bestimmte Muster von Signalabfolgen zeigten, eine ähnlicher Sonagrammverlauf erkennbar (vgl. 4.6.4. Abfolgen von Rufmustern ("Flip-Flops"), sowie Abbildung 48D).

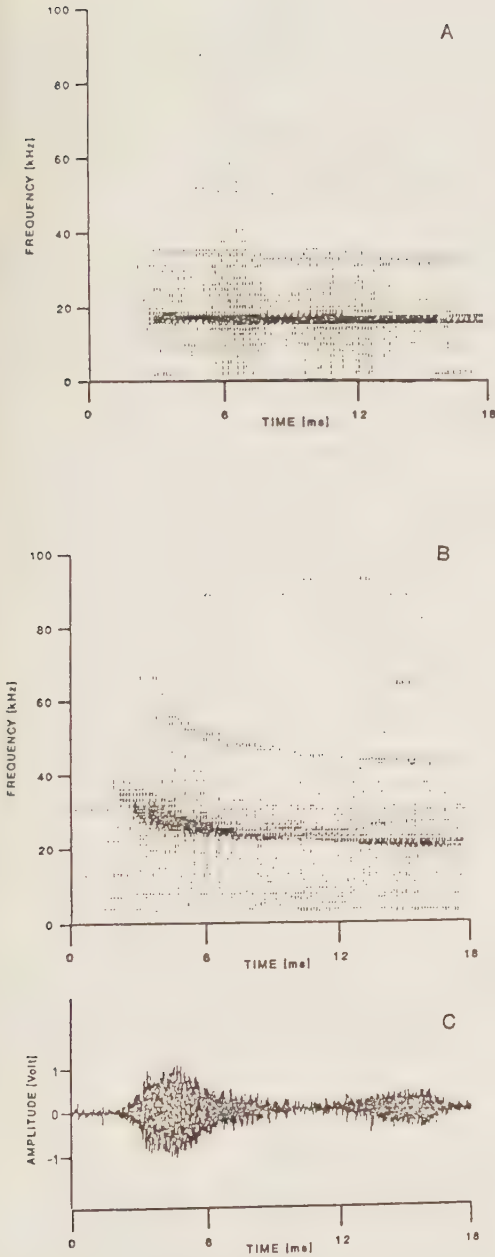


ABBILDUNG 46: Variable Signalverläufe bei *Lasiurus cinereus*.

A) Reiner CF-Ortungs-laut.

B) Vokalisation mit intensitätsschwachem CF-Anteil, Betonung des FM-Anteiles des Signales. In einer weiteren Stufe kann der CF-Rest auch ganz verschwinden.

C) Umhüllende des in B) dargestellten Rufes.

ABBILDUNG 46

4.6.3 Ortungsverhalten bei und nach Feeding Buzz

Lasiurus cinereus jagte meist allein, seltener zusammen mit einem zweiten Tier im selben Areal. Begegnungen während Feeding Buzzes waren weit weniger häufig als bei *Lasiurus borealis*. Dies ermöglichte es, einige Feeding Buzz-Sequenzen von *Lasiurus cinereus* aufzunehmen. Drei dieser Situationen wurden vollständig analysiert. Die Häufigkeit der auf einem Platz beobachtbaren Fanghandlungen variierte in Abhängigkeit von Insektenangebot und Temperatur sehr stark. Im Durchschnitt konnte bei Jagd eines einzelnen Tieres etwa alle 3-5 Minuten ein Feeding Buzz verfolgt werden.

Wie bereits für *Eptesicus fuscus* vermerkt, ändern sich die Eigenschaften der Signale im Verlauf eines Feeding Buzz auch hier kontinuierlich. Unterteilt man die Sequenzen auch wieder subjektiv in die drei Phasen Suchphase (SP), Annäherungsphase (AP) und Endphase (FB), so ergibt sich, bis auf den Verlauf der spektralen Lage, ein Bild, das dem bekannten Schema eines Feeding Buzz entspricht. Abbildung 47A zeigt den Frequenz-, Intensitäts- und Zeitverlauf einer typischen Feeding Buzz-Sequenz von Tier #52.. Die getroffenen Abgrenzungen der Annäherungsphase und Endphase gegen die restlichen Rufe der Suchphase sind in dem Beispiel eingezeichnet. In Tabelle 5 sind die gemittelten Parameter der Rufe der Annäherungsphase (AC) und der Endphase (FC) neben den Werten der Rufe der Suchphase (SC) angegeben. Während der Annäherungsphase werden die Rufabstände und die Signaldauern verkürzt (PD=54,8 ms; DU=4,9 ms), wodurch sich der DC auf 12,6% erhöht. Da die Bandbreite der Rufe mit 12,3 kHz quasi unverändert bleibt, steigt INCL auf 8,7 kHz/ms an. Die Intensität fällt in dieser Phase um 6,8 dB ab. Der Verlauf der Rufe zeigt bei dieser Art im Ablauf des Feeding Buzz im Durchschnitt die Eigenheit, dass die Frequenzen aller Parameter tendenziell ansteigen. FMI verläuft dabei von 17,5 kHz (SC) über 16,2 kHz (AC) zu 19,3 kHz (FC), FEM von 21,3 kHz (SC) über 24,5 kHz (AC) zu 26,7 kHz (FC) und FMA von 30,5 kHz (SC) über 42,2 kHz (AC) zu 38,0 kHz (FC). Dieser Verlauf unterscheidet sich von den bisher bekannten Feeding Buzzes anderer, mit FM-Signalen ortenden Arten. Während des FB wird die Rufdauer weiter auf 1,7 ms gesenkt. Dies führt trotz unwesentlicher Absenkung von FMA und Anhebung von FMI, was eine gering verkleinerte DF bewirkt, zu einer weiteren Erhöhung von INCL auf einen Wert von 12,8 kHz/ms. Der DC erhöht sich wegen der auf 13,9 ms verkürzten PD bis auf 17,0%.

2 der 3 untersuchten Datengruppen entstammen Echoortungssequenzen von Tier #52. (vgl. Abbildung 47A), wodurch die Mittelwerte von diesem Tier geprägt werden. Der dritte Feeding Buzz (Abbildung 47B, er stammt von Tier #34.) zeigt die Eigenheiten weit weniger deutlich. Vor allem die FC werden in der Frequenz nicht angehoben sondern, wie bei *Eptesicus fuscus* beschrieben, abgesenkt. Im zeitlichen Verlauf ändert sich aber wenig.

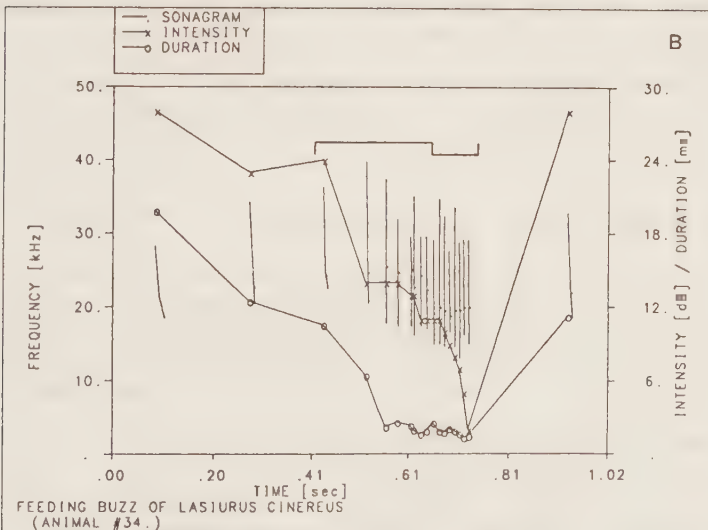
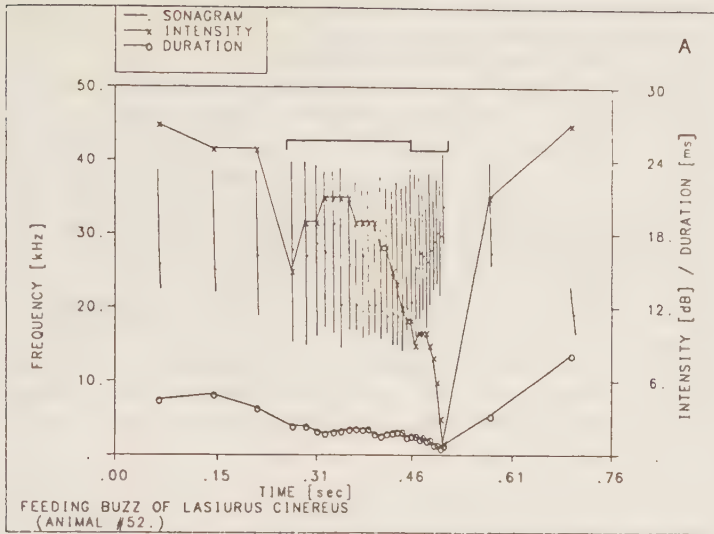


ABBILDUNG 47: Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungs-
rufen über die Zeit während Feeding Buzzes von *Lasiurus cinereus*.

A) Feeding Buzz von #52. mit ansteigender Frequenzlage der Rufe während der End-
phase der Ortung.

B) Feeding Buzz von #34. mit abfallender Frequenzlage der Laute während der End-
phase der Ortung. In beiden Darstellungen sind die Signale der Annäherungsphase
durch [] und diejenigen der Endphase durch [] markiert. (Weitere
Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

Die Unterschiede der Gesamtdauern von Feeding Buzz bei *Lasiurus cinereus* sind besonders prägnant. Der in 47B dargestellte Feeding Buzz erreicht die unterste Grenze der beobachteten Fanghandlungen in Bezug auf Gesamtdauer und Anzahl eingesetzter Rufe. Abbildung 47A zeigt einen, in Bezug auf die Rufanzahl längeren Feeding Buzz, der aber noch nicht die obere Limite beobachteter Zeitspannen erreicht. Der längste verfolgte Feeding Buzz, in dessen Verlauf zusätzlich mehrere *Lasiurus borealis* auf ein einziges Beuteobjekt zusteueren, erstreckte sich über die Dauer von ca. 3,8 sek. Diese Sequenz konnte wegen der Unübersichtlichkeit nicht normal ausgewertet werden. Eine Vorstellung des Ablaufes vermag aber Abbildung 37 zu geben. Die Darstellung wurde aus Einzelsonagrammen zusammengesetzt und dann abskizziert.

Es ist nicht zu entscheiden, ob #52. eine starke Verzerrung in die Darstellung der Mittelwerte in Tabelle 5 bringt, oder ob der dritte, von #34. ausgewertete, Feeding Buzz als Einzelfall zu werten ist. Unabhängig von der Beurteilung des Mittelwertverlaufes zeigen die beiden Verlaufsformen aber zusammen mit dem in Abbildung 37 gezeigten Feeding Buzz die Möglichkeiten der Variabilität in diesem Verhalten auf.

Alle drei Sequenzen zeigten nach der Fanghandlung nicht sofort eine Rückkehr zu der normalen Form der SC, wie es in den meisten Fällen bei *Eptesicus fuscus* zu beobachten war. Die Suchrufe bleiben während einer kurzen Phase breitbandiger und auch höherfrequent als die mittleren SC. Ausserdem erreichten PD und DU erst allmählich wieder den üblichen Wert. Vor allem die Frequenzparameter variierten nach dem FB kurzzeitig deutlich stärker als normal, und die ABSI lagen tiefer als zuvor. Der bekannte Ablauf der Suchrufe setzte im allgemeinen erst nach 1 bis etwa 10 Rufen wieder ein.

4.6.4 Abfolgen von Rufmustern ("Plip-Plops")

Wie bei *Lasiurus borealis* weisen auch die Suchlaute von *Lasiurus cinereus* häufig ein typisches Muster von höher und tiefer liegenden Frequenzlagen auf, die einander in unterschiedlichem Zeitablauf folgen. Dabei liegen die Intensitäten der Rufe mit hoher Frequenz bis 35 dB unterhalb derjenigen der niederfrequenten Signale, ein Intensitätsartefakt der Frequenzdaten ist daher ausgeschlossen.

Die Parameterwerte dieser beiden Sonagrammformen wurden für eine Sequenz gesondert ausgewertet. Tabelle 5 zeigt die entsprechenden Daten in den rechten beiden Spalten. Die Intensitäten liegen hier im Durchschnitt 28 dB auseinander, die lautereren Signale liegen bei etwa identischer Bandbreite in einem rund 5 kHz tieferen Frequenzbereich als die leiseren. Die leisen, hochfrequenten Rufe sind allgemein, hier 4 ms, kürzer als die zweite Art der Vokalisation. Wie auch für *Lasiurus borealis* beschrieben, können sich die Echoortungsrufe dieser beiden Typen in zwei unterschiedlichen Mustern folgen. Die Ruftypen folgen sich im Verhältnis 1:1, oder es wechseln jeweils 2 niederfrequente mit einem hochfrequenten Ruf im Verhältnis 2:1 ab.

Abbildung 48 stellt verschiedene Aspekte dieser Ortungsfolgen dar. Abbildung 48A-E zeigen die Sonagramme des in Abbildung 48F erkennbaren Ausschnittes einer Sequenz. Die Teilbilder A-E entsprechen den Signalen mit der Nummer 6 - 10. Die Mittelwertsonagramme in Abbildung 48G entstanden aufgrund der in Tabelle 5 zu-

sammengefassten Werte (rechte zwei Spalten). In dieser Graphik wird erkennbar, dass sich die Frequenzbereiche der beiden Rufformen nur in etwa der Hälfte der Bandbreiten überlagern, die einzelnen Parameter FMA, FEM und FMI mit ihrem Standardbereich sogar ganz ausschliessen. Die zeitlichen Werte sind weniger deutlich getrennt. Statistisch unterscheiden sich FMA, FEM, FMI, DU und ABSI signifikant.

In der in Abbildung 48H sichtbaren Echoortungssequenz treten beide erwähnten Muster der Rufabfolgen abwechselnd auf. Auch bei dieser Art folgen die höherfrequenten Rufe öfter nach kürzeren PD, die niederfrequenten Signale folgen eher nach langen PD. Das Histogramm in Abbildung 48I zeigt die Verteilung der Rufabstände in einer Echoortungssequenz von *Lasiurus cinereus*. Auch hier ist eine deutliche Bimodalität zu erkennen.

ABBILDUNG 48: Rufe wechselnder Frequenz- und Intensitätslage bei *Lasiurus cinereus* ("Flip-Plops").

Teilbilder A-E) Sonagramme von Rufen von *Lasiurus cinereus*, die im Verlauf der in F) dargestellten Sequenz ausgesandt wurden. Die in A und D dargestellten Signale können als "Plips", die in B, C und E gezeigten als "Plops" bezeichnet werden. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 14A).

Teilbild F) zeigt den Verlauf der Frequenzen und Intensitäten der in den Abbildungen A)-E) gezeigten Sonagramme in zeitlicher Relation. Die Rufe mit den Nummern 6 - 10 korrespondieren mit den Sonagrammen A-E. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

Teilbild G) Mittelwertsonagramme der beiden vorkommenden Rufformen im Vergleich. Sonagramm A: niederfrequente (low) intensitätsstarke Rufe ("Plops"). Sonagramm B: höherfrequente (high) intensitätsschwache Rufe ("Plips"). Die Bereiche der einzelnen Frequenzparameter überschneiden sich zwischen den beiden Rufen nicht. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23; Zahlenwerte in Tabelle 5).

Teilbild H) Darstellung einer Ortungssequenz, in der beide Abfolgemuster der beiden Lauttypen (1:1 und 1:2) erkennbar sind. (Weitere Erläuterungen wie Abbildung 20).

Teilbild I) Verteilung der Rufabstände (PD) in einer Ortungssequenz. Die Dauern der Pausen sind deutlich bimodal verteilt.

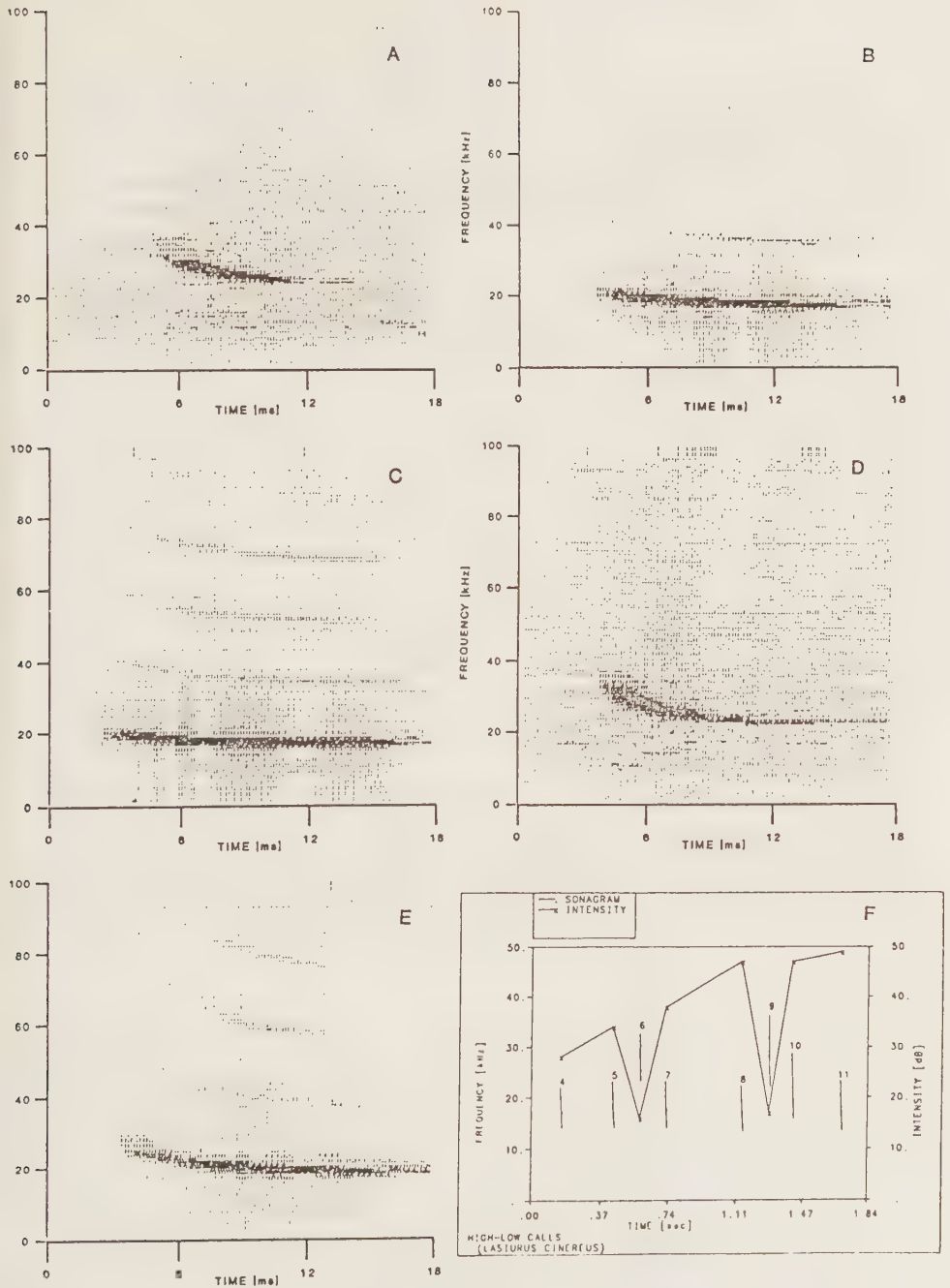
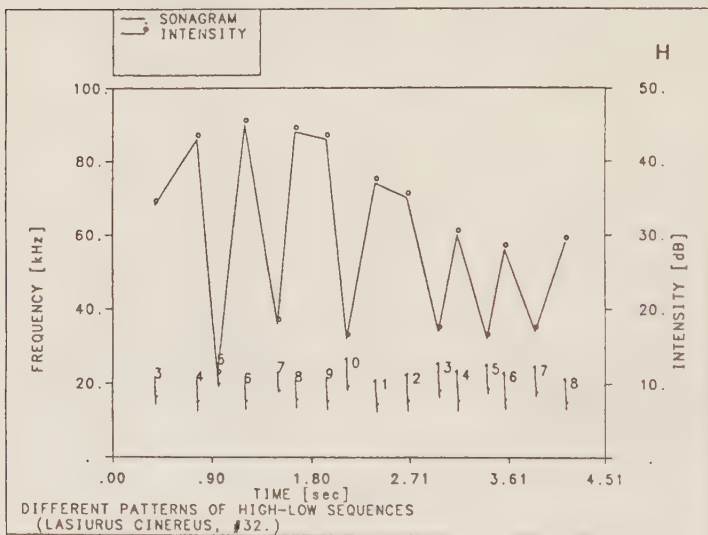
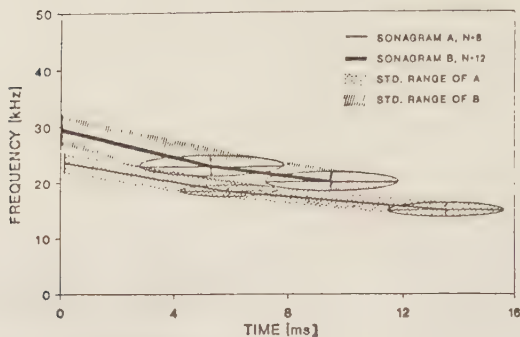


ABBILDUNG 48

AVG. SONOGRAMS OF LASIURUS CINEREUS
SC, A: LOW, B: HIGH

G



DIFFERENT PATTERNS OF HIGH-LOW SEQUENCES
(LASIURUS CINEREUS, #32.)

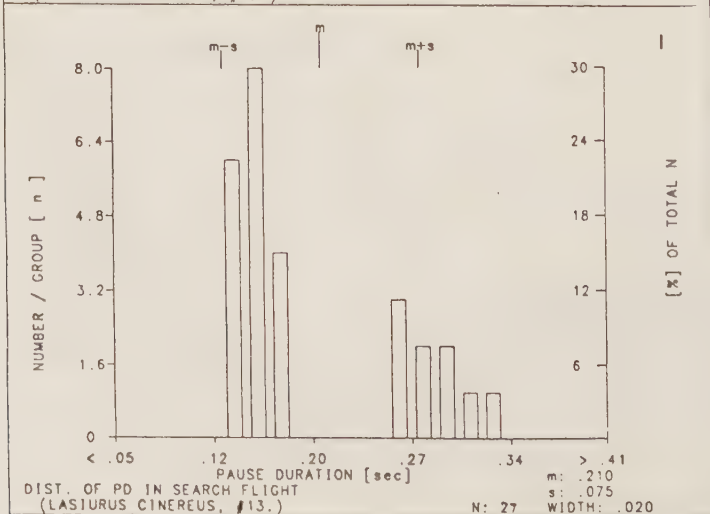


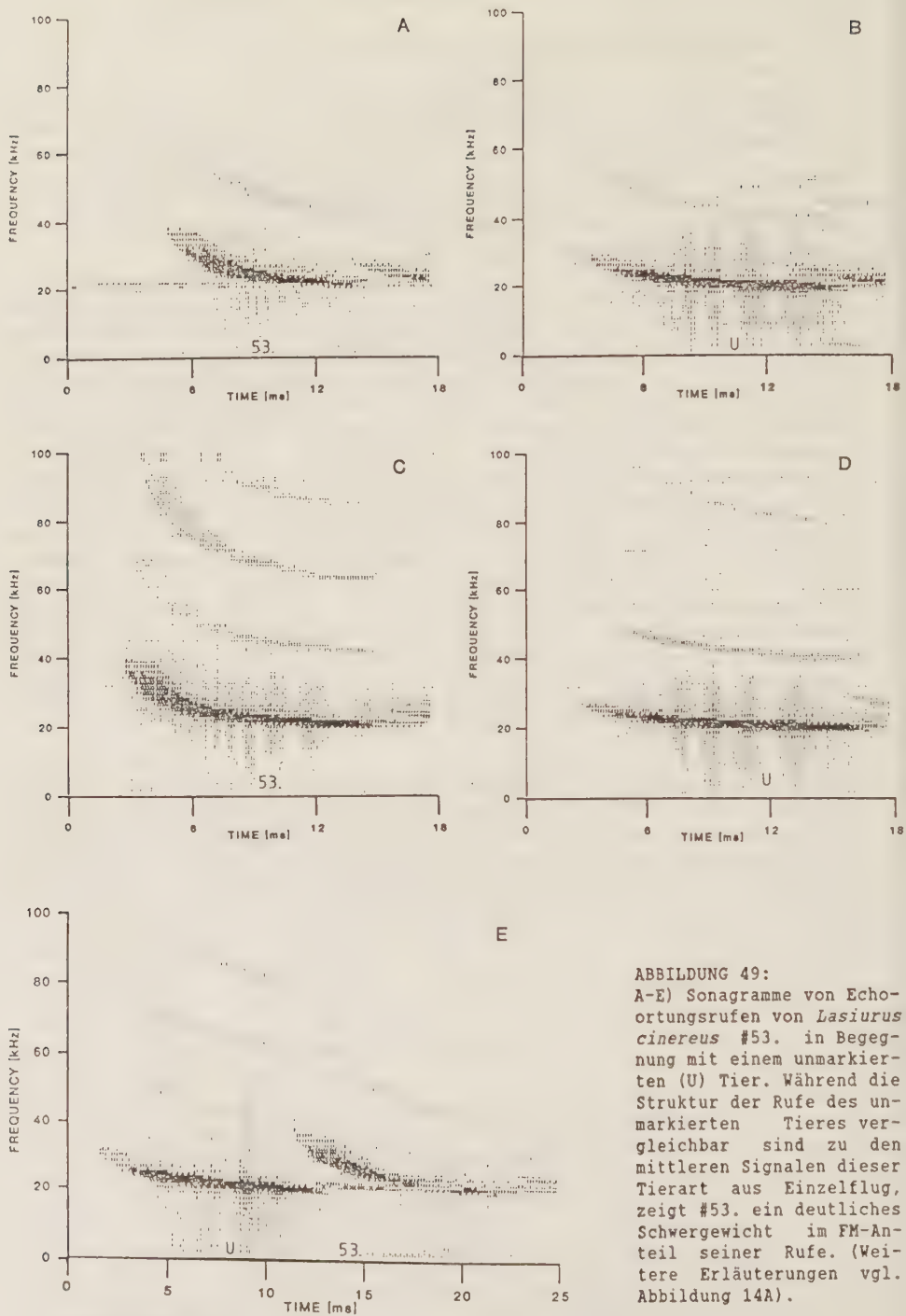
ABBILDUNG 48

4.6.5 Verhaltensspezifische Signaleigenschaften

Vergleicht man die Echoortungsrufe aller Tiere im Einzelflug mit den Rufen im Gruppenflug, so ergeben sich im Durchschnitt geringe Unterschiede. FEM wird um 1,3 kHz auf 22,6 kHz, FMA um 5,0 kHz auf 35,6 kHz angehoben. Trotz gleichzeitiger tendenzieller Erhöhung von FMI hat dies eine Bandverbreiterung um 4,4 kHz auf 17,5 kHz zu Folge. Da sich DU nicht ändert, erhöht sich INCL der Rufe auf einen Wert von 2,0 kHz/ms. Alle übrigen Parameter der Echoortungsrufe lassen sich nicht gesichert unterscheiden.

Betrachtet man die Tiere einzeln, so zeigen sich auffällige Unterschiede zwischen Individuen, die bei Bildung des Durchschnittes verwischt werden. Vier der markierten Tiere (aus allen drei Aufnahmeplätzen mindestens eines, aus Riverside zwei) stimmen in ihrem individuellen Verhalten mit dem Durchschnittsverhalten (Verhalten I) überein. Die zwei anderen Individuen zeigen ein völlig unterschiedliches Verhalten (Verhalten II). Bei Tier #34. ist keiner der verglichenen Parameter signifikant ($p < 0,001$) zu unterscheiden. Die höchste Sicherheit für eine Unterscheidung der Parameter in Einzelflug und Gruppenflug ergab mit 98,2% der Vergleich der ABSI. Im Gruppenflug rief dieses Tier im Schnitt 6,6 dB lauter als allein fliegend. Bezüglich der Rufintensität verhielt sich Tier #52. noch deutlicher. Die Rufe sind hier 6,4 dB lauter, wenn ein Artgenosse in Hörweite jagt ($p < 0,0001$). Zusätzlich senkte #52. FMI signifikant und FEM tendenziell ab. Gleichzeitig verlängerte es seine Rufe um ca. 1 ms. Die einzige übereinstimmende Parameteränderung, die von allen Tieren in Anwesenheit von Artgenossen durchgeführt wird, ist die Erhöhung der Bandbreite. Diese beiden unterschiedlichen Verhaltensmuster erinnern stark an die identische Situation bei *Lasiurus borealis* (Verhalten I + II; vgl. 4.5.4. Verhaltensspezifische Signaleigenschaften).

Die Unterschiedlichkeit der Signalstrukturen zweier in gegenseitiger Hörweite jagender Tiere unterstreicht Abbildung 49. Dargestellt sind Sonagramme von Echoortungsrufen von *Lasiurus cinereus* #53. und einem unmarkierten Tier. #53. zeigte immer die deutliche FM-Komponente der verkürzten Rufe bei Gruppenflug. Allein jagend sind die Sonagrammformen dieses Individuums vergleichbar zu dem in 49D erkennbaren Sonagramm des unmarkierten Tieres.



ABILDUNG 49:
 A-E) Sonogramme von Echo-
 ortungsrufen von *Lasiurus*
cinereus #53. in Begeg-
 nung mit einem unmarkier-
 ten (U) Tier. Während die
 Struktur der Rufe des un-
 markierten Tieres ver-
 gleichbar sind zu den
 mittleren Signalen dieser
 Tierart aus Einzelflug,
 zeigt #53. ein deutliches
 Schwergewicht im FM-An-
 teil seiner Rufe. (Wei-
 tere Erläuterungen vgl.
 Abbildung 14A).

ABILDUNG 49

Während des Ablaufs einer Begegnung zwischen Artgenossen zeigte sich häufig ein zusätzliches Interaktionsverhalten, das gewisse Ähnlichkeiten mit den "interaction buzz" von *Euderma maculatum* aufweist. Die Tiere erhöhen bei grösster Annäherung die Pulsrepetitionsrate (PRR) in Buzz-ähnlicher Form. Erst im Verlauf dieser Einleitung schieben sich die Frequenzbereiche der verwendeten Signale auseinander (Abbildung 50A und 50B). Die Frequenzverschiebung muss dabei nicht in die Richtung einer bereits vorhandenen Differenz geschehen. In Teilbild 50A ist zu erkennen, dass sich der Verlauf von FEM der beiden Tiere während der Verschiebung überkreuzt. Es ist zu beachten, dass Tier B bei Annäherung an den Aufnahmestandpunkt (und an Tier A) tieferfrequent ruft als bei Entfernung. Dies ist ein Beweis für die Ausschlussbarkeit eines durch Dopplereffekte induzierten Analyseartefaktes. Teilbild 50B zeigt besonders deutlich die Verkürzung der PD im Verlauf der Interaktion. Gut interpretierbar ist auch hier die kaum vorhandene Differenz der Signalintensitäten als Mass für die relative Entfernung beider Tiere während der PRR-Erhöhung. Die Frequenzverschiebung ist besonders schön anhand FEM (Lage des Symbolen x oder o im Sonogramm) erkennbar. Während vor der Begegnung die ABSI ca. 20 dB differieren, sind die FMA, FEM und FMI statistisch nicht trennbar. Beim Angleichen der Intensitäten (Annäherung der Tiere) sind alle drei Parameter zwischen den beiden Tieren signifikant unterschiedlich.

In einem Einzelfall wurde eine Begegnung zwischen #34. und einem unmarkierten Tier beobachtet, in deren Verlauf keines der beiden Tiere Anzeichen einer Abweichung von der im Einzelflug verwendeten Signalstruktur zeigte. Abbildung 51 zeigt fünf Vokalisationen von zwei Tieren im zeitlich interessanten Bereich. Im Verlauf der Sequenz vokalisierte #34. einmalig mit einem sehr kurzen (2,2 ms) und reinen FM-Signal von mittlerer Bandbreite (Teilbild 51D). Für 3 aufeinanderfolgende Rufe nach diesem Signal zeigte #34. noch eine erhöhte FEM, dann hatten sich die beiden Tiere bereits wieder voneinander entfernt. Erwähnenswert erscheint in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass Tier #34. in die Gruppe der Tiere eingeordnet worden war, die sich im Vergleich von Einzelflug gegenüber Gruppenflug, durch Verhalten II auszeichnete. Betrachtet man diese Verhalten als das aggressivere, unflexiblere, so weist der beobachtete Ruf in ähnliche Richtung. Die Situation kann aus anthropomorpher Sicht dahingehend interpretiert werden, dass das Tier damit seinen "Anspruch auf den verwendeten Lauttyp" geltend macht. Auch hier drängt sich der Vergleich mit der kleineren Schwesterart auf.

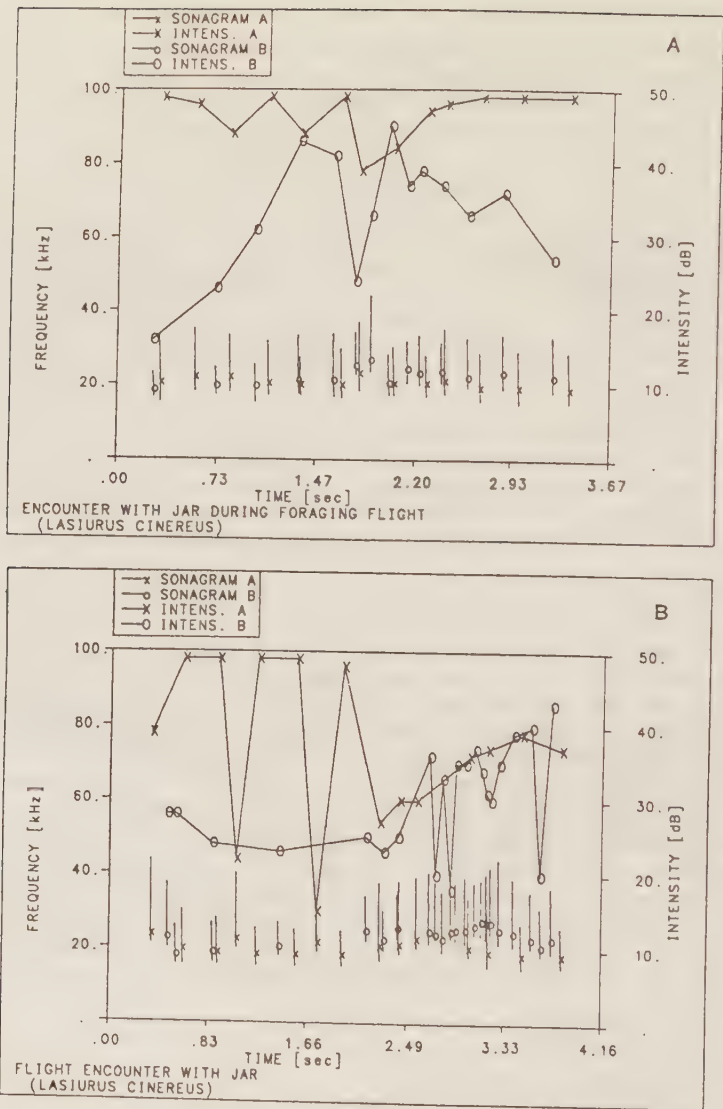


ABBILDUNG 50: Verlauf von Frequenzgehalt und Intensität von Echoortungsrufen über die Zeit während Begegnungen zweier Tiere der Art *Lasiurus cinereus*.

Teilbild A) Das sich nähernde Tier (Sonogramm B) schiebt im Verlauf der Sequenz die Lage seiner ursprünglich spektral tiefer liegenden Rufe über den Frequenzbereich des zweiten Tieres (Sonogramm A) hinaus.

Teilbild B) Das sich in diesem Fall nähernde Tier (Sonogramm B) erhöht während der Phase höchster Intensitätsgleichheit (=Abstandsminimum) seine Pulsrepetitionsrate und schiebt gleichzeitig die Frequenzlage seiner Rufe in den höherfrequenten Bereich. Das beobachtete Rufverhalten kann als Störvermeidung (jamming avoidance response, JAR) betrachtet werden. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20).

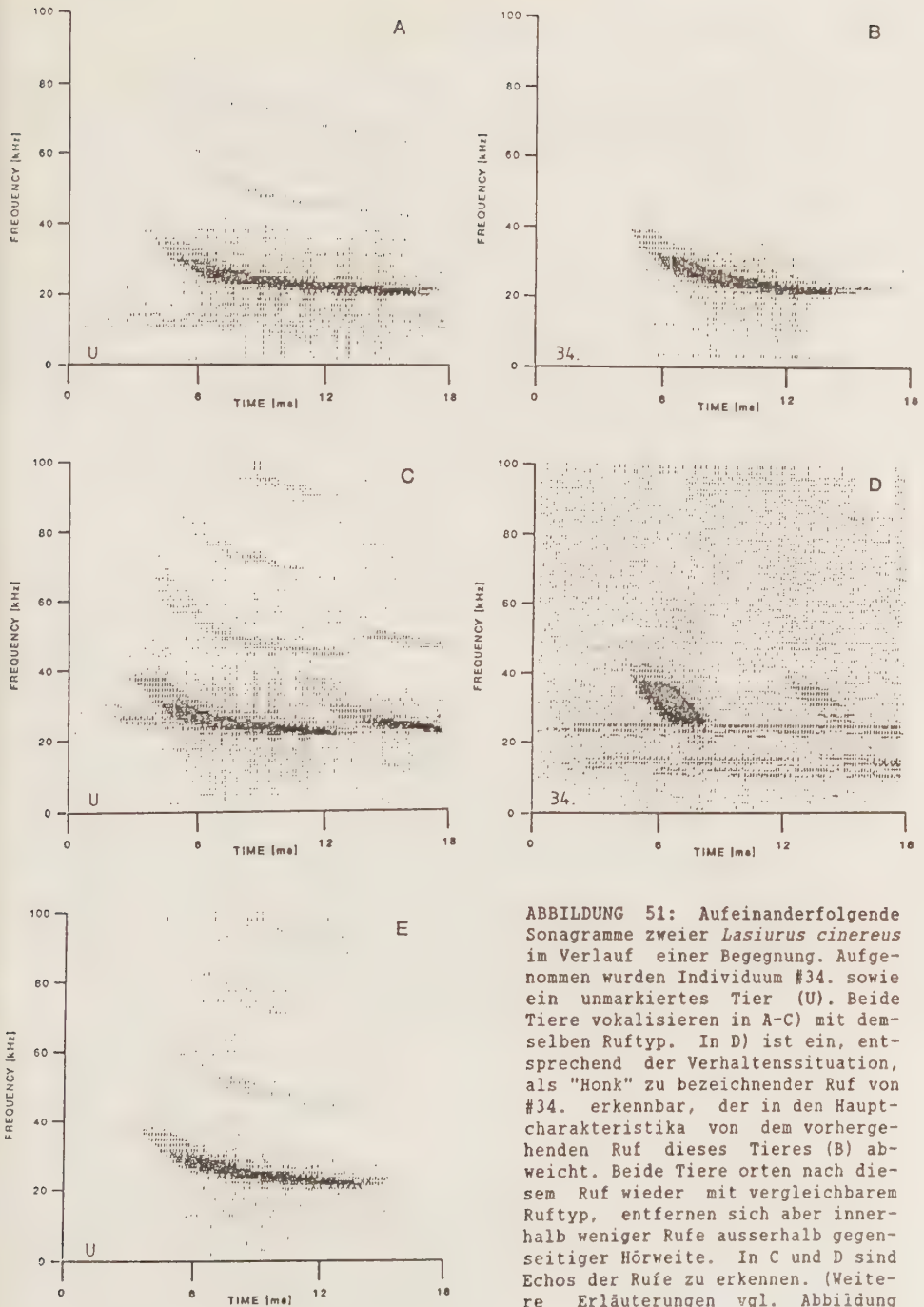


ABBILDUNG 51: Aufeinanderfolgende Sonagramme zweier *Lasiurus cinereus* im Verlauf einer Begegnung. Aufgenommen wurden Individuum #34. sowie ein unmarkiertes Tier (U). Beide Tiere vokalisieren in A-C) mit demselben Ruftyp. In D) ist ein, entsprechend der Verhaltenssituation, als "Honk" zu bezeichnender Ruf von #34. erkennbar, der in den Hauptcharakteristika von dem vorhergehenden Ruf dieses Tieres (B) abweicht. Beide Tiere orten nach diesem Ruf wieder mit vergleichbarem Ruftyp, entfernen sich aber innerhalb weniger Rufe ausserhalb gegenseitiger Hörweite. In C und D sind Echos der Rufe zu erkennen. (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 14A).

ABBILDUNG 51

4.6.6 Individuenspezifische Signaleigenschaften

Wie bei *Lasiurus borealis* wurden auch bei dieser Art die Signalcharakteristika von jedem der Tiere gegenüber allen anderen Tieren verglichen. Auch hier lassen sich die sechs Tiere in zwei Gruppen einteilen. Gruppe A (Abbildung 52A) enthält Vergleiche von Tieren, die auf identischen Plätzen jagten. Dies ergibt bei 3 Tieren von Riverside und 2 Tieren von Burley insgesamt 4 mögliche Vergleiche. Die Gruppe B (Abbildung 52B) umfasst die restlichen 11 Vergleiche von Tieren die in verschiedenen Gebieten jagten. Als Ergebnis der Vergleiche lässt sich festhalten, dass in beiden Klassen sowohl klar unterscheidbare Tiere, als auch identisch vokalisierende Individuen gefunden werden können. Errechnet man wiederum den Durchschnitt der Signifikanzen der Parameterunterscheidung innerhalb der beiden Gruppen, womit die Einzelresultate verwischt werden, so zeigen sich zu *Lasiurus borealis* tendenziell vergleichbare Resultate. Es sei wiederholt, dass ein hoher Mittelwert nachweist, dass der entsprechende Parameter im Mittel der Tiervergleiche häufig unterschiedlich ist. Sinngemäß zeigt ein tiefer Wert an, dass sich der Parameter im Mittel in den Tiervergleichen wenig unterscheidet.

ABBILDUNG 52: Unterscheidbarkeit von Mittelwerten der Lautparameter zwischen individuellen *Lasiurus cinereus*. Die dargestellten Werte wurden, wie bereits in Abbildung 42 ausführlich beschrieben, aus 15 Vergleichen jedes Lautparameters in jeweils zwei Individuen berechnet (Total 6 Tiere). Dies ergab 15 Signifikanzen für eine Unterscheidbarkeit von jedem der 10 Vergleichsparameter. Vergleichene Parameter: Pausendauer (PD), Rufdauer (DU), Intensität der Laute (ABSI), Frequenz maximaler Energie (FEM), höchste Frequenz (FMA), tiefste Frequenz (FMI), Bandbreite (DF), Abfall der Frequenz pro Zeit (INCL), Duty-cycle (DC) und prozentualer Anteil der Rufdauer, während der die Amplitude abnahm (FP). Die Vergleiche von Tieren, die auf identischen Jagdplätzen (same environment) jagten (zwei Tiere in Burley, drei Tiere in Riverside → 4 Vergleiche) wurden zusammengefasst. Die Signifikanzen für eine Unterscheidbarkeit der Parametermittelwerte wurden für jeden Parameter über diese 4 Vergleiche gemittelt. Entsprechend wurden die Vergleiche zwischen Tieren zusammengefasst, die auf verschiedenen Jagdplätzen (different environment) beobachtet worden waren (ein Tier in Dunes, verglichen mit den fünf Tieren von Burley und Riverside → 11 Vergleiche). Auch hier wurden die Signifikanzen, mit denen die Parameter in den einzelnen Vergleichen trennbar waren, für jeden Parameter über diese 11 Vergleiche gemittelt. Der Mittelwert der Signifikanzen wurde als Histogramm (Y-Achse, averaged significance) für jeden Parameter (X-Achse, compared parameter) aufgetragen.

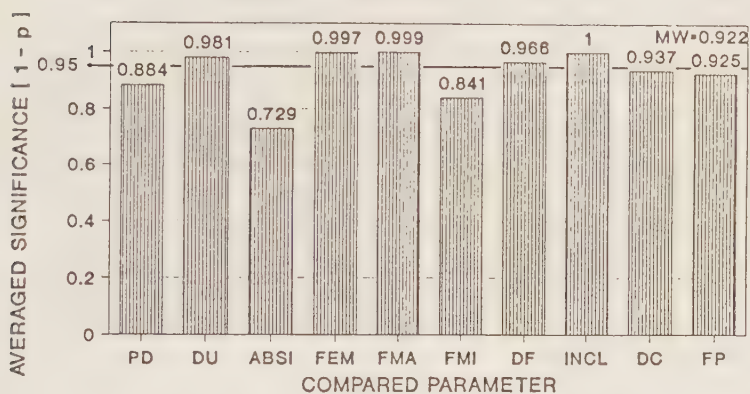
Teilbild A) Vergleich von jeweils zwei Tieren, die am gleichen Platz jagten (same environment). Mittelwerte der Signifikanzen, mit denen der Mittelwert eines bestimmten Parameters in 4 Vergleichen zwischen je zwei Individuen der Art *Lasiurus cinereus* unterschieden werden kann. Lesebeispiel: Im Durchschnitt kann der Parameter DU zwischen zwei Tieren, die das Jagdgebiet teilen, mit einer Sicherheit von 98,1% unterschieden werden. Eine willkürliche Schwelle von 95% ist eingezeichnet.

Teilbild B) Dieselbe Darstellung der gemittelten Unterscheidungssicherheiten für 11 Vergleiche zwischen jeweils zwei Tieren, die in unterschiedlichen Arealen jagten (different environment). Hier überschreiten die Werte für DU und FEM die 95% Schwelle nicht, die überschwelligen Werte liegen ausserdem niedriger als in A). Diese Abbildung verdeutlicht, dass sich auch in dieser Art die Rufparameter zwischen Tieren, die im gleichen Gebiet jagen deutlicher unterscheiden lassen, als zwischen Tieren, die an verschiedenen Plätzen jagen.

In beiden Darstellungen sind die Mittelwerte (MW) aller eingetragenen Zahlen eingezeichnet.

AVERAGED SIGNIFICANCE OF MEAN-DIFFERENCE
4 *Lasiurus cinereus* in same environment

A



11 *L. cinereus* in different environment

B

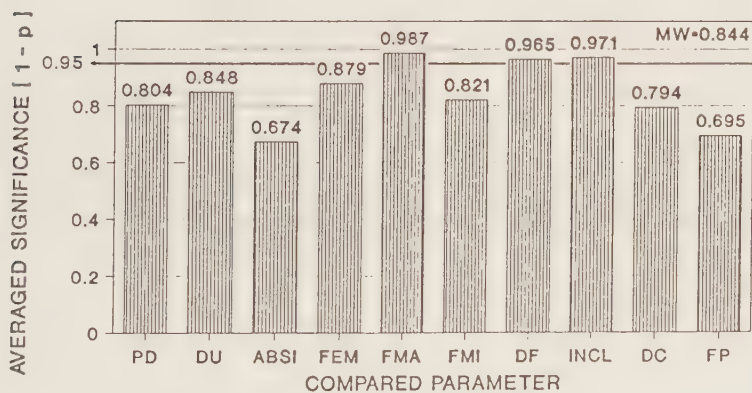


ABBILDUNG 52

Nimmt man wiederum den willkürlichen Wert von 95% als Grenze für eine Beurteilung dieser Signifikanzmittelwerte, liegen in Gruppe B die Werte für FMA, DF und INCL über dieser Schranke. Es sei einmal die Aussage gemacht, dass sich die Tiere unterschiedlicher Aufnahmeplätze im Durchschnitt in diesen Parametern unterscheiden. Zusätzlich zu dieser Unterscheidung liegen in Gruppe A auch noch die Durchschnitte der Parametervergleiche von DU und FMA über der Schwelle von 0,95. Ausserdem liegen alle gemittelten Werte der Signifikanzen in Gruppe A höher als in Gruppe B. Die Differenzen zwischen den beiden Gruppen liegen allerdings niedriger als bei *Lasiurus borealis*. Im gesamten Durchschnitt der Signifikanzen aller Parameter unterscheiden sich die beiden Gruppen (A-B) bei *Lasiurus cinereus* um 0,078 und bei *Lasiurus borealis* um 0,106. Trotz dieser geringeren Unterscheidung bei der vorliegenden Art, kann auch hier abgeleitet werden, dass sich die Tiere, die auf unterschiedlichen Plätzen jagen, geringer in den Signaleigenschaften ihrer Echoortungsrufe unterscheiden, als Tiere, die auf identischen Plätzen jagen und sich damit eher begegnen können.

Abbildung 52A stellt die gemittelten Signifikanzen aller Parameter der Gruppe (A) dar, 52B zeigt dasselbe für die Gruppe (B). Die über alle Parameter aller Vergleiche gemittelten Signifikanzen sind in die rechte obere Ecke der Darstellungen eingefügt (MW).

Abbildung 53 macht Unterschiede der drei Tiere, die in Riverside jagten, deutlich. Die Lage der Rufe der Tiere wurden in der Darstellung in Abhängigkeit von DU (X-Achse), FEM (Y-Achse) und FMI (Z-Achse) eingetragen. Die Positionen für den Fall des Einzelfluges liegen jeweils ans an der Pfeilbasis. #13. und #53. unterscheiden sich untereinander relativ wenig, gegenüber #52. aber deutlich, vor allem in der Lage von DU und FMI. Zusätzlich ist an der Pfeilspitze jeweils die Lage der Rufparameter der einzelnen Tiere im Gruppenflug eingezeichnet.

Die Richtung und Länge der Pfeile verdeutlicht noch einmal die Unterscheidbarkeit des Rufverhaltens in Einzel- oder Gruppenflug. Dabei ist auch klar erkennbar, dass sich Individuum #52., das bei Verhalten II eingestuft wurde, relativ zu den anderen beiden Tieren (Verhalten I) völlig gegensätzlich verhält.

ABBILDUNG 53

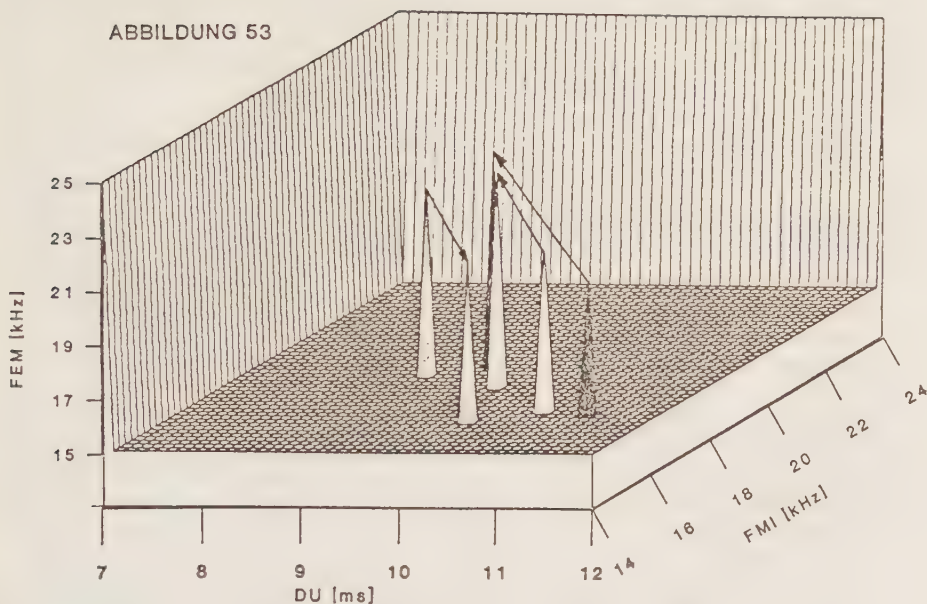


ABBILDUNG 53: Mittlere Suchortungslaute von 3 *Lasiurus cinereus*, die in Riverside jagten, dargestellt anhand der drei Parameter Rufdauer (DU), tiefste Frequenz (FMI) und Frequenz maximaler Energie (FEM). Die Pfeile zeigen die Richtung der mittleren Verhaltensänderung an, die auftritt, wenn ein zweites Tier in Hörweite jagt. Die Pfeilbasis steht entsprechend für die Parameter im Einzelflug, die Spitze für diejenigen im Gruppenflug. Zuordnungen: Weiss = #13.; schwarz = #53.; gerastert = #52.. Im Vergleich zu den anderen zwei Individuen ändert Tier #52. das Verhalten in umgekehrter Weise, wenn sich Artgenossen in der Nähe befinden!

4.6.7 Gebietsspezifische Signaleigenschaften

Die Aufnahmeplätze, an denen *Lasiurus cinereus* jagte, sind in Bezug auf räumliche Dimensionen und strukturelle Eigenschaften als gering unterschiedlich zu beurteilen. Während Riverside eine etwas vielfältigere, durch hohe Bäume strukturierte Fläche umfasste, waren Burley und Dunes weite offene Lichtungen ohne bedeutende Raumgliederungen. Deswegen wurden auch bei dieser Art für eine vergleichende Betrachtung der Rufe aller markierten Tiere in Abhängigkeit der Aufnahmeplätze die Auswertungen in vier Gruppen eingeteilt. Der Vergleich sollte

zwischen Riverside und den beiden restlichen Plätzen Burley und Dunes ausgeführt werden. Dies ergibt folgende Gruppeneinteilung (Die Angaben in eckigen Klammern beziehen sich auf die Bezeichnung der Spalte in Tabelle 6, in der die entsprechenden Werte, resp. die Resultate der statistischen Vergleiche, angegeben sind.) :

Gruppe 1: Tiere von Riverside, Einzelflug	[A]
Gruppe 2: Tiere von Riverside, Gruppenflug	[C]
Gruppe 3: Tiere von Burley und Dunes, Einzelflug	[E]
Gruppe 4: Tiere von Burley und Dunes, Gruppenflug	[H]

Folgende 4 Vergleiche wurden durchgeführt:

Vergleich I : Gruppe 1 gegen Gruppe 2	[B]	(Abbildung 54A)
Vergleich II : Gruppe 3 gegen Gruppe 4	[F]	(Abbildung 54B)
Vergleich III: Gruppe 1 gegen Gruppe 3	[D]	(Abbildung 54C)
Vergleich IV : Gruppe 2 gegen Gruppe 4	[G]	(Abbildung 54D)

Vergleiche I und II ergeben einheitlich dieselben Resultate wie der Vergleich aller Rufe im Durchschnitt (statistischer Vergleich in Tabelle 6, Spalte K). Die Verhaltensänderungen von Einzelflug zu Gruppenflug erscheinen somit unabhängig vom Jagdgebiet. Abbildung 54A und 54B zeigen die Mittelwertsonagramme der Vergleiche I und II.

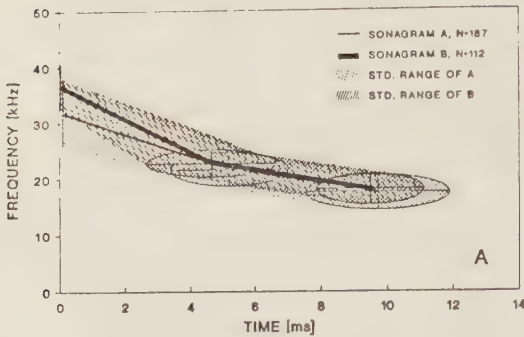
Vergleiche III und IV zeigen ebenfalls relativ konsistente Resultate. Auf dem Aufnahmeplatz Riverside liegen die Werte von PD niedriger, diejenigen von FMA und DF höher. Daraus folgt, bei statistisch gleichbleibender aber tendenziell abnehmender DU, auch eine erhöhte INCL. Die Unterschiede sind nur für die Frequenzen in beiden Vergleichen (III und IV) signifikant. PD und INCL unterscheiden sich nur in Vergleich III statistisch gesichert. Im anderen Fall liegt eine, in dieselbe Richtung weisende, tendenzielle Differenz vor. Die Mittelsonagramme der beiden Untersuchungen III und IV sind in Abb. 54C und 54D dargestellt.

TABELLE 6: Charakteristika der Echoortungsrufe von *Lasiurus cinereus* im Einzel- und Gruppenflug auf verschiedenen Aufnahmeplätzen. MW: Mittelwert, SD: Standardabweichung, CV: Variationskoeffizient, N: Anzahl ausgewerteter Signale, die den Werten zugrundeliegen. Die Rufparameter sind in Abschnitt 4.1., Einführung in die Resultate, genauer erläutert. Spaltenbedeutung: A: Rufe aller markierten Tiere in Riverside im Einzelflug, C: Rufe aller markierten Tiere in Riverside im Gruppenflug, E: Rufe aller markierten Tiere von Burley und Dunes im Einzelflug, H: Rufe aller markierten Tiere von Burley und Dunes im Gruppenflug, I: Rufe aller markierten Tiere aller Orte im Einzelflug, L: Rufe aller markierten Tiere aller Orte im Gruppenflug. Wo vorhanden, ist in den Spalten B, D, F, G und K die Richtung eines signifikanten ($p < 0,001$) Unterschiedes eingezeichnet. Verglichen wurden jeweils die Spaltenwerte, die in der ersten Zeile graphisch verbunden sind [Beispiel: Der Mittelwert (MW) der Pausendauer (PD) ist in Burley und Dunes im Einzelflug (B+D SINGLE, Spalte E) signifikant grösser ($>$ in Spalte D) als der MW von PD in Riverside im Einzelflug (R SINGLE, (Spalte A))].

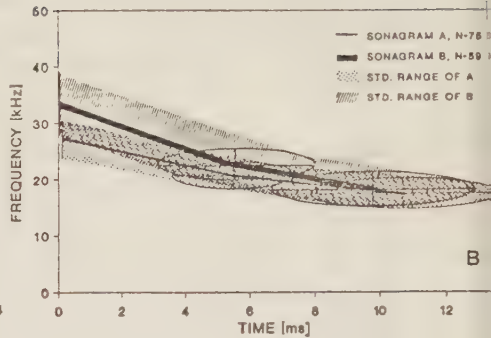
Tabelle 6

No ein statistischer Unterschied mit $p < 0,001$ nachweisbar ist, geben (resp.) die Richtung der Änderung an !	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
	AREA: R, SINGLE	AREA: R, GROUP	AREA: B + D, SINGLE	AREA: B + D, GROUP	TOTAL LC MARK SINGLE	TOTAL LC MARK GROUP						
	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
Pausendauer:												
PD [ms] ; MW:	210,60		204,26	(	251,30			237,93	222,23			215,83
PD [ms] ; SD:	76,98		84,60		76,69			108,64	76,90			93,51
PD [%] ; CV:	36,55		41,42		30,52			45,66	34,60			43,33
PD ; N :	180		107		72			56	252			163
Rufdauer:												
DU [ms] ; MW:	9,72		9,49		10,71			9,77	10,01			9,59
DU [ms] ; SD:	2,16	)	1,59		2,83	(		3,10	2,37			2,22
DU [%] ; CV:	22,16	)	16,71		26,47	(		31,72	23,67			23,20
DU ; N :	187		112		75			59	262			171
Intensität:												
ABSI [dB] ; MW:	37,44		39,49	)	30,83			35,49	35,54			38,11
ABSI [dB] ; SD:	9,28		8,85		11,60			9,09	10			8,93
ABSI [%] ; CV:	24,79		22,40	(	37,63			25,61	28,12			23,43
ABSI ; N :	187		112		75			59	262			171
Freq. max. Int.:												
FEM [kHz] ; MW:	21,59	(	22,67		20,62	(		22,43	21,31	(		22,59
FEM [kHz] ; SD:	2,64		2,15		2,01			2,73	2,48			2,37
FEM [%] ; CV:	12,23		9,50		9,77			12,17	11,63			10,48
FEM ; N :	187		112		75			59	262			171
Höchste Freq.:												
FMA [kHz] ; MW:	31,88	(	36,64	)	27,16	(	)	33,51	30,53	(		35,56
FMA [kHz] ; SD:	5,99	)	4,05	)	3,37	(		5,60	5,38			4,64
FMA [%] ; CV:	18,79	)	11,05	)	12,43	(		16,70	17,61	)		13,04
FMA ; N :	187		112		75			59	262			171
Tiefste Freq.:												
FMI [kHz] ; MW:	17,52		18,06		17,45			18,16	17,50			18,09
FMI [kHz] ; SD:	2,86		2,60		2,41			2,77	2,74			2,66
FMI [%] ; CV:	16,34		14,37		13,79			15,24	15,66			14,68
FMI ; N :	187		112		75			59	262			171
Bandbreite:												
DF [kHz] ; MW:	14,36	(	18,58	)	9,71	(	)	15,35	13,03	(		17,46
DF [kHz] ; SD:	4,06		3,44	)	2,16	(		3,63	3,62			3,51
DF [%] ; CV:	28,29	)	18,52		22,25			23,63	27,82	)		20,07
DF ; N :	187		112		75			59	262			171
Steigung:												
INCL [kHz/ms] ; MW:	1,72	(	2,04	)	1,12	(		1,88	1,55	(		1,98
INCL [kHz/ms] ; SD:	1,10	)	,58	)	,54	(	(	1,40	,97			,94
INCL [%] ; CV:	63,82	)	28,58		48,14	(	(	74,37	62,77	)		47,64
INCL ; N :	187		112		75			59	262			171
Duty-cycle:												
DC [%] ; MW:	5,20		5,49		4,53			4,59	5,01			5,18
DC [%] ; SD:	1,60	(	2,51		1,50		)	1,61	1,57			2,25
DC [%] ; CV:	30,67	(	45,79		33,20			35,06	31,33			43,37
DC ; N :	180		106		72			55	252			161
Proz. Zeit sink. Ampl.:												
FP [%] ; MW:	46,58		50,98		48,65			43,13	47,17			48,29
FP [%] ; SD:	12,11		20,84		17,40	(		24,31	17,91			22,03
FP [%] ; CV:	38,88		40,87		35,77	(		56,37	37,97			45,74
FP ; N :	187		111		75			58	262			169

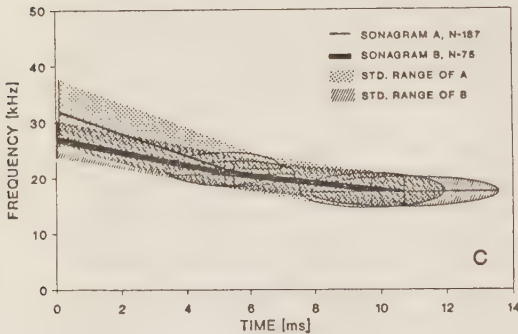
AVG. SONAGRAMS OF LASIURUS CINEREUS
SC R; A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



SC D + B; A: SINGLE, B: GROUP FLIGHT



SC SINGLE FLIGHT; A: R, B: D + B



SC GROUP FLIGHT; A: R, B: D + B

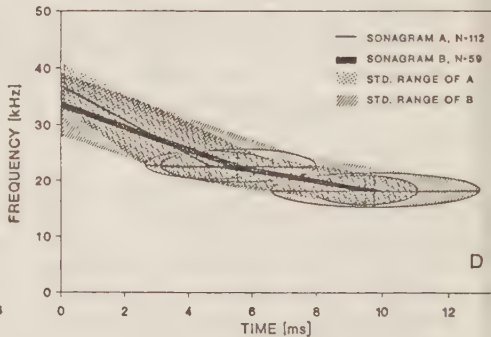


ABBILDUNG 54: Mittelwertsonagramme der Suchrufe von *Lasiurus cinereus*.

Teilbild A) Tiere, die in Riverside (R) jagten; Sonagramm A: Einzelflug, Sonagramm B: Gruppenflug.

Teilbild B) Tiere, die in Dunes oder Burley (D+B) jagten; Sonagramm A: Einzelflug, Sonagramm B: Gruppenflug.

Teilbild C) Einzelflug; Vergleich der Tiere von Riverside (Sonagramm A) mit denjenigen von Burley + Dunes (Sonagramm B).

Teilbild D) Gruppenflug; Vergleich der Tiere von Riverside (Sonagramm A) mit denjenigen von Dunes + Burley (Sonagramm B). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 23). Unabhängig vom Jagdplatz sind die Ortungslaute im Gruppenflug gering kürzer als im Einzelflug, die Signale werden ausserdem in den höherfrequenten Bereich verlagert, wenn Artgenossen hörbar sind (Teilbilder A und B). Unabhängig vom Verhalten sind die Ortungslaute in Riverside (etwas kleinerer, durch Vegetation mehr strukturierter, Aufnahmeplatz) kürzer, die höchste Frequenz im Ruf liegt ausserdem tiefer (Teilbilder C und D; vgl. auch Tabelle 6).

Die unterschiedlichen Rufabstände lassen im Einzelflug für Burley und Dunes eine Ortungsreichweite von 43,2 m errechnen. Dies sind 7 m oder 19,3% mehr als für Riverside theoretisch vorhersagbar ist. Da die Rufe ausserdem in Burley und Dunes verhaltensunabhängig tendenziell länger sind, wird in Zusammenhang mit den spektralen Unterschieden die Vermutung gestützt, dass die unterschiedlichen räumlichen Strukturen der Jagdareale auch die Ortung dieser Art beeinflussen. Diese jagdplatzabhängigen Unterschiede sind allerdings im Vergleich zu den bei *Lasiurus borealis* gefundenen gering. Die dort vorliegenden Strukturunterschiede der Habitate sind aber auch bedeutend grösser. Das Resultat deckt sich mit der Erwartung, dass die für den Beobachter gering unterschiedlichen Gebiete auch Fledermäusen weniger unterschiedliche Ortungseigenschaften abverlangen.

4.7 Attraktivität von Feeding Buzz der Arten der Gattung *Lasiurus*

Bereits Griffin (1958) machte die Beobachtung, dass *Lasiurus borealis* durch Endortungssequenzen von Artgenossen angelockt wird. In einigen der Lautaufnahmen kann diese, auch interspezifisch vorhandene, Attraktivität von Signalsequenzen direkt durch die Darstellung der Rufintensitäten sichtbar gemacht werden. Abbildung 55A zeigt den Verlauf von Frequenzgehalt, Intensität und Dauer von Echoortungsrufen über die Zeit. Die dargestellte Sequenz zeigt einen Feeding Buzz eines Tieres der Art *Lasiurus cinereus* (Tier A) währenddessen sich ein Tier der Art *Lasiurus borealis* (Tier B) nähert. Der Verlauf der Intensität der Rufe von Tier B weist einen Anstieg auf während der Phase hoher PRR von Tier A, nach erfolgreichem Feeding Buzz von Tier A entfernt sich Tier B wieder (Intensität nimmt ab). Das auf Band gesprochene Beobachtungsprotokoll dieser Verhaltenssequenz deckt sich mit der beschriebenen Darstellung und dem ausgewerteten Intensitätsverlauf. Dieses Verhalten beider Arten der Gattung *Lasiurus* verhinderte wie erwähnt das Zustandekommen auswertbarer Feeding Buzz-Sequenzen von *Lasiurus borealis* (vgl. Abbildung 37).

4.8 Resultate der PB-Versuche mit Arten der Gattung *Lasiurus*

Im Verlauf des Aufenthaltes in PPP wurden in unregelmässigen Abständen an unterschiedlichen Orten, die immer beleuchtet waren, PB-Experimente durchgeführt. Die Experimente sollten eine grobe Abschätzung der Parameter erlauben, die eine Attraktivität der Echoortungsrufe bewirken. Die Versuche wurden im Verlauf der Lautaufnahmen konzipiert und stehen in keinem direkten Bezug zu der übrigen Untersuchung über die Variabilitäten.

Jede der 9 Playbacksequenzen wurde zwischen 3 und 5 mal getestet. Im allgemeinen wurde jeweils zwischen zwei Tests eine Kontrolle eingefügt. Die Resultate deuten darauf hin, dass allein die hohen PRR der Feeding Buzz-Sequenzen ausschlaggebend die Attraktivität bestimmen. Bei denjenigen Sequenzen, die eine hohe Anzahl an Feeding Buzzes enthielten traten in einem hohen Prozentsatz der Durchflüge Reaktionen auf. Diese variierten in der Ausprägung von einer leichten Änderung des Flugkurses bis zum spiralförmigen Herabstechen auf 1 m Entfernung von den Laut-

sprechern. Abbildung 55B stellt die prozentuale Häufigkeit der Reaktionen (Anzahl Reaktionen / Anzahl Durchflüge * 100) der verschiedenen getesteten Signalsequenzen dar. Tabelle 7 fasst die Resultate der Versuche zusammen.

TABELLE 7: Resultate der Playbackexperimente an *Lasiurus borealis*. Die Zeilen beinhalten von oben nach unten: Stimulusnummer; Abkürzung der beinhalteten Signale (Ausführliche Beschreibung in der Abbildungsbeschriftung 55); Anzahl der durchgeführten Playbacks; Anzahl der Durchflüge während des Experiments; Anzahl der Reaktionen; Anzahl Durchflüge pro Präsentation; Prozentualer Anteil der Durchflüge, die eine Reaktion zeigten; Anzahl der Reaktionen pro Präsentation.

STIMULUS; ENTHALTEND:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	
	LB SC	LC SC	LB FB	LC SC	LC+LB FB	LB SCS	LC SCS	LB FBS	LC FBS	KONTR.	TOTAL
N. PRÄSENTATIONEN	4	3	4	4	5	3	3	5	5	29	36
N. DURCHFLÜGE	6	9	12	13	26	15	10	9	13	104	113
N. REAKTIONEN	0	0	2	6	12	3	1	3	4	9	31
DURCHFLÜGE/PRÄSENTATION	1,5	3	3	3,3	5,2	5	3,3	1,8	2,6	3,6	3,1
%-REAKTIONEN	,0%	,0%	16,7%	46,2%	46,2%	20,0%	10,0%	33,3%	30,8%	8,7%	27,4%
REAKTIONEN/PRÄSENTATION	0	0	,5	1,5	2,4	1	,3	,6	,8	,3	,9

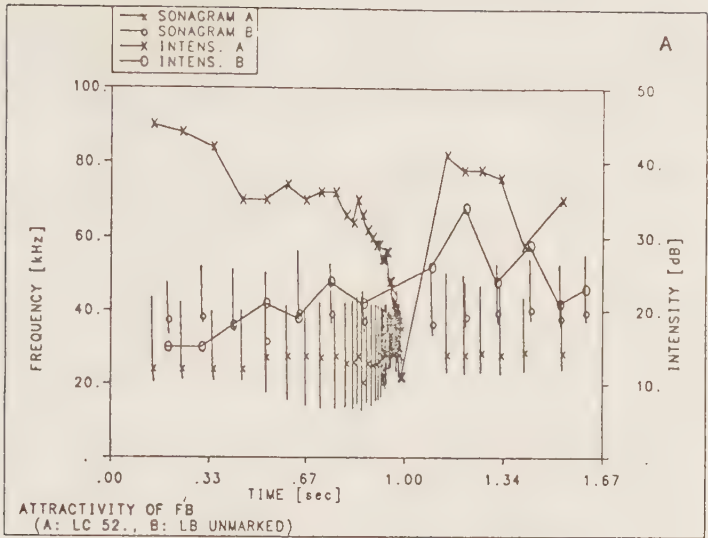
ABBILDUNG 55: Verhalten von Arten der Gattung *Lasiurus* auf Echoortungsrufe.

Teilbild A) Verlauf von Frequenzgehalt und Intensität von Echoortungsrufen von einer *Lasiurus cinereus* (Sonogramm A) während einem Feeding Buzz und einer *Lasiurus borealis* (Sonogramm B) die sich in dieser Zeit dem ersten Tier nähert (vgl. Verlauf der Intensität von B). (Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 20). Teilbild B) Resultate der Abspielexperimente von Lautsequenzen. Prozentuale Häufigkeiten der Reaktionen (Verhaltensänderungen rel. zu Anzahl Durchflügen) von *Lasiurus borealis* auf unterschiedliche präsentierte Stimuli.

Verwendete Stimuli:

- 1: Reine SC von *Lasiurus borealis*;
- 2: Reine SC von *Lasiurus cinereus*;
- 3: SC und Feeding Buzz von *Lasiurus borealis*;
- 4: SC und Feeding Buzz von *Lasiurus cinereus*;
- 5: SC + Feeding Buzz von *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* gemeinsam (die in Abbildung 37 dargestellte Sequenz);
- 6: Synthetische SC von *Lasiurus borealis*;
- 7: Synthetische SC von *Lasiurus cinereus*;
- 8: Synthetischer Feeding Buzz von *Lasiurus borealis*;
- 9: Synthetischer Feeding Buzz von *Lasiurus cinereus*;
- 0: Leerband zur Kontrolle.

Die höchsten Reaktionen liessen sich durch Feeding Buzz von *Lasiurus cinereus* (4) sowie durch solche von *Lasiurus cinereus* und *Lasiurus borealis* zusammen (5) auslösen.



RELATIVE RESPONSE OF LASIURUS BOREALIS TO PLAY-BACKS

B

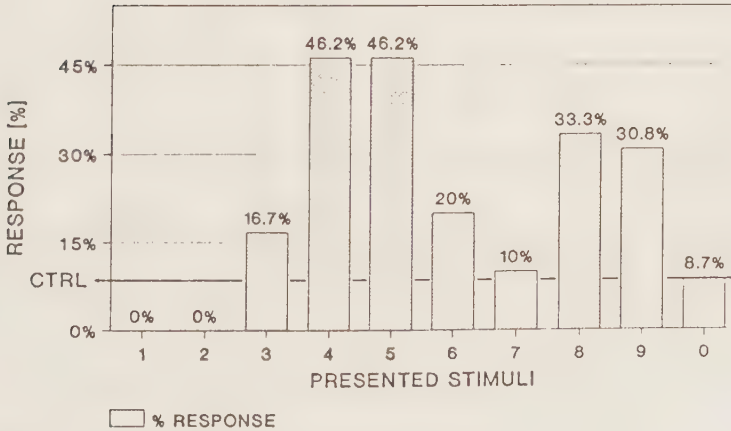


ABBILDUNG 55

Die niedrigere Anzahl der Reaktionen auf den Feeding Buzz von *Lasiurus borealis* liegt wahrscheinlich in der unterschiedlichen Lautstärke der Aufnahmen begründet. Die synthetischen Feeding Buzzes stimmten mit den realen Rufsequenzen nur bedingt im Sequenzverlauf überein, wiesen aber hohe Häufigkeiten von Buzz-Stellen auf. Die recht hohen Reaktionen auf diese künstlichen Signale weisen darauf hin, dass *Lasiurus borealis* hauptsächlich auf die Wiederholraten kurzer Rufelauscht.

Eine genaue Qualifizierung der wichtigen Parameter ist anhand der wenigen Resultate dieses Pilotexperimentes nicht möglich, die generelle Tendenz der Attraktivität von hohen Pulsfolgeraten wird aber bestätigt.

4.9 Vergleich der vier untersuchten Arten

4.9.1 Verhaltensänderungen von Einzelflug zu Gruppenflug

Die Änderungen des Ortungsverhaltens der vier untersuchten Arten bei Anwesenheit von Artgenossen wurden im Detail beschrieben. Um einen Vergleich der vier Änderungsstrategien zu erhalten, wurde die relative Änderung des Mittelwertes und des Variationskoeffizienten jedes Parameters für jede Art errechnet. Die prozentuale Differenz der Mittelwerte der Parameter im Gruppenflug gegenüber dem Einzelflug wurde in den Abbildung 56A-D als Histogramme aufgezeichnet. Die Werte, die eine statistisch signifikante Änderung repräsentieren, wurden mit einem vertikalen Pfeil gekennzeichnet. Sinngemäß zeigen Abbildung 56E-H die Verhältnisse für die relative Änderung der Variationskoeffizienten. Als Lesehilfe sei erläutert, dass beispielsweise *Euderma maculatum* den Mittelwert von FMI bei Hörbarkeit von Artgenossen signifikant anhebt (Abbildung 56A), während die Variabilität dieses Parameters in derselben Situation tendenziell schwach abnimmt (Abbildung 56E).

ABBILDUNG 56: Vergleich der prozentualen Änderungen (%-CHANGE) der einzelnen Lautparameter von Einzelflug zu Gruppenflug bei allen vier Arten. Parameter: Pausendauer (PD), Rufdauer (DU), Intensität der Laute (ABSI), Frequenz maximaler Energie (FEM), höchste Frequenz (FMA), tiefste Frequenz (FMI), Bandbreite (DF), Abfall der Frequenz pro Zeit (INCL), Duty-cycle (DC) und prozentualer Anteil der Rufdauer, während der die Amplitude abnahm (FP).

Die Teilbilder A-D) zeigen die prozentuale Änderung der Mittelwerte der Rufparameter. A) *Euderma maculatum*, B) *Eptesicus fuscus*, C) *Lasiurus borealis*, D) *Lasiurus cinereus*.

Die Teilbilder E-H) zeigen die prozentuale Änderung der Variationskoeffizienten der Rufparameter. E) *Euderma maculatum*, F) *Eptesicus fuscus*, G) *Lasiurus borealis*, H) *Lasiurus cinereus*.

Vertikale Pfeile markieren Änderungen eines Parameters, die statistisch gesichert sind ($p < 0,001$; vgl. auch Tabellen 2,3,4 und 6).

CHANGE OF MEAN
IN GROUP FLIGHT RE. SINGLE FLIGHT

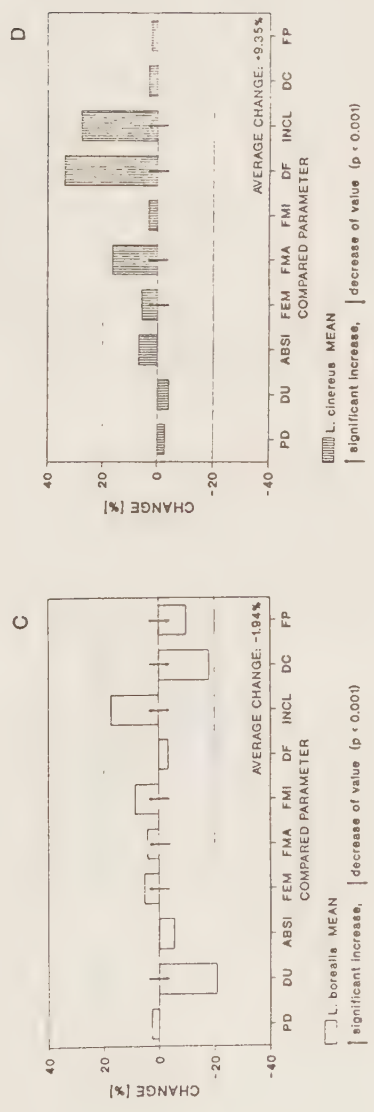
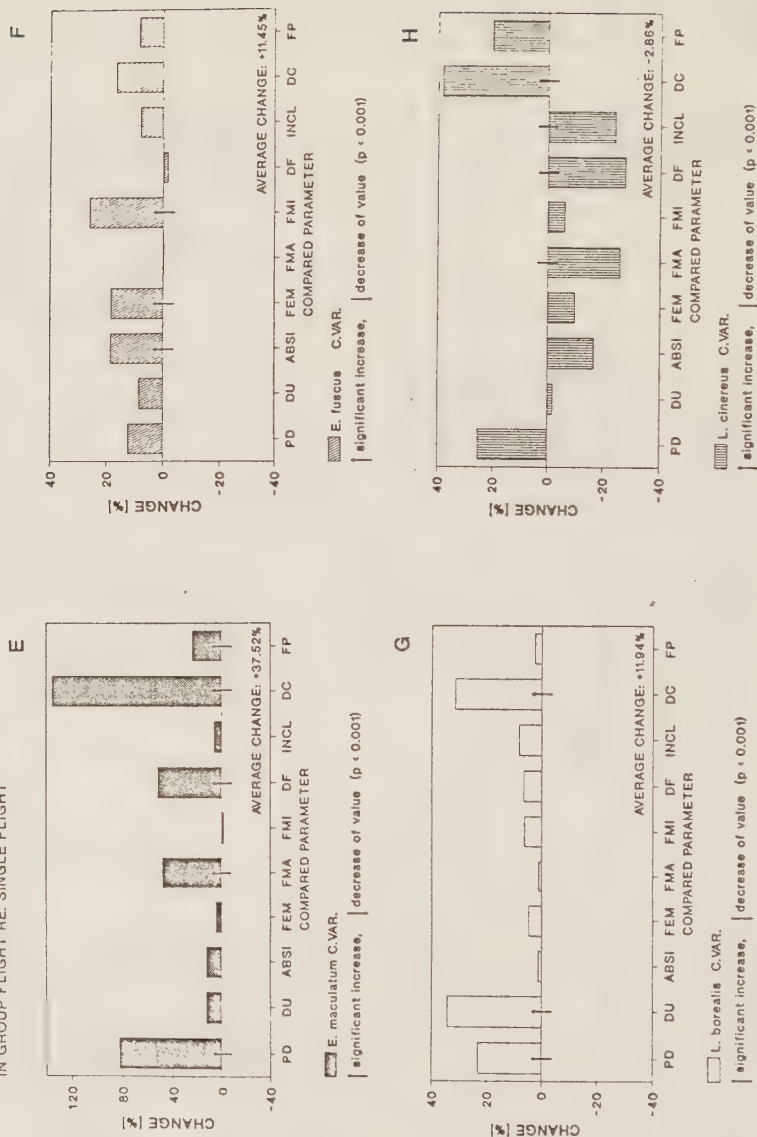


ABBILDUNG 56

CHANGE OF COEFFICIENT OF VARIATION
IN GROUP FLIGHT RE. SINGLE FLIGHT



Die Änderungen der Mittelwerte fallen allgemein prozentual geringer aus, als diejenigen der Variationskoeffizienten. Sowohl im Vergleich der Mittelwerte als auch der Variationskoeffizienten sind unterschiedliche Muster von Erhöhung oder Absenkungen bei den Parametern erkennbar. Der Vergleich der Mittelwertsänderung zeigt bei *Eptesicus fuscus* und den Arten der Gattung *Lasiurus* im Durchschnitt übereinstimmend eine signifikante Erhöhung von FEM, FMA und damit auch von INCL, wenn sich Artgenossen im Jagdbereich aufhalten. *Euderma maculatum* senkt dagegen die Steigung seiner Rufe. Der Vergleich der Variationskoeffizienten zeigt für *Euderma maculatum*, *Eptesicus fuscus* und *Lasiurus borealis* im allgemeinen eine Erhöhung der Variabilität bei Präsenz eines Artgenossen an. *Lasiurus cinereus* hingegen senkt die Flexibilität seiner Rufparameter in dieser Situation. Um eine vergleichende Darstellung erhalten zu können wurden von den Werten, die den 8 Darstellungen (56A-H) zugrundeliegen, die jeweiligen Durchschnitte der prozentualen Änderungen über alle Parameter gemittelt. Für die Berechnung der mittleren Mittelwertsdifferenz wurden dazu die Absolutwerte verrechnet, da Änderungen eines Mittelwertes in beide Richtungen als gleichwertig zu betrachten sind. Für die Berechnung der mittleren Differenzen der Variationskoeffizienten wurde jedoch das Vorzeichen beibehalten, da ein negativer Wert eine Verringerung der Variabilität zum Ausdruck bringt.

Trägt man die gemittelten Differenzen der Mittelwerte gegen diejenigen der Variationskoeffizienten der jeweiligen Art auf, so ergibt sich die Graphik, die in Abbildung 57 erkennbar ist. Die eingezeichneten Trendlinien verdeutlichen eine vorhandene Tendenz: Eine Erhöhung der Differenz der Variationskoeffizienten (CV-Change) geht tendenziell mit einer Erniedrigung der Differenz der Mittelwerte (MW-Change) einher. Dieser Trend wird besonders deutlich, wenn man das Verhalten von *Eptesicus fuscus* nicht in die Betrachtung einbezieht (feine Linie in Abbildung 57).

Diese Tendenz bedeutet mit anderen Worten, dass die Tiere bei Begegnungen mit Artgenossen die Mittelwerte der Rufparameter relativ konstant halten können, gleichzeitig aber die Variabilität der Parameter erhöhen (Bsp. *Euderma maculatum*). Das entgegengesetzte Verhalten beinhaltet eine deutliche Verschiebung der Lage der Mittelwerte der Parameter, diese werden dann aber konstanter eingehalten, als es im Einzelflug der Fall gewesen ist (Bsp. *Lasiurus cinereus*). Die Darstellung soll keine ausschliessende Korrelation zwischen den beiden Verhalten "beweisen", sondern zwei mögliche Strategien zur Vermeidung von Störungen der Echoortung durch Artgenossen illustrieren.

RELATION OF AVERAGED CHANGE SINGLE FLIGHT ↔ GROUP FLIGHT

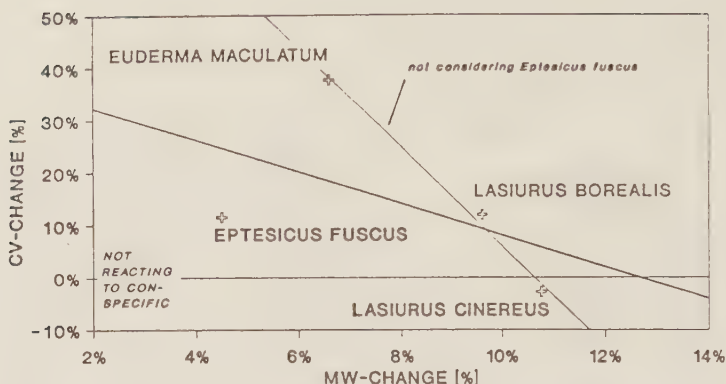


ABBILDUNG 57: Darstellung der prozentualen Mittelwertsänderung (MW-CHANGE, Durchschnitt aller Parameter), gegen die Änderung des Variationskoeffizienten (CV-CHANGE, Durchschnitt aller Parameter) die im Vergleich von Einzelflug zu Gruppenflug in den 4 Arten gefunden wurden.

Die, beim Übergang von Einzelflug zu Gruppenflug auftretende, prozentuale Änderung der Mittelwerte (MW) (vgl. Abbildung 56A-D) wurde über alle ausgewerteten Parameter gemittelt (→ MW-CHANGE). Es wurde der Absolutbetrag der prozentualen Änderung gemittelt, da eine Änderung unabhängig von der Richtung von Bedeutung ist. Zusätzlich wurde die, beim Übergang von Einzelflug zu Gruppenflug auftretende, prozentuale Änderung der Variationskoeffizienten (CV) (vgl. Abbildung 56E-H) über alle Parameter gemittelt (→ CV-CHANGE). Hier wurden die realen Werte verwendet, da eine Verringerung von CV im Gruppenflug eine Erniedrigung der Flexibilität bedeutet. Die Lage der vier Arten in Funktion dieser beiden errechneten Werte ist in der Abbildung dargestellt.

Es lässt sich die Tendenz erkennen, das Verhalten bei Anwesenheit von Artgenossen entweder sehr flexibel zu halten (CV-Change hoch) und die mittlere Ruf-lage kaum zu verlassen (MW-Change gering) oder die Rufcharakteristik deutlich zu ändern (MW-Change hoch), dann aber gleichzeitig sehr konstant einzuhalten (CV-Change gering). Die dicke Trendlinie geht vom Einbezug aller Arten aus, bei der Berechnung der dünnen Linie wurde *Eptesicus fuscus* nicht berücksichtigt.

4.9.2 Eignung der Parameter für JAR

Betrachtet man die ausgewerteten Ortungssequenzen nur unter dem Gesichtspunkt der Mittelwerte, so gehen Informationen über die zeitliche Änderung der Parameter im Verlauf einer Ortungssequenz verloren. Dieser Faktor wurde miteinbezogen in einer gesonderten subjektiven Klassierung der Aufnahmen, in denen mehrere Tiere zu hören waren. Damit konnte ein Mass erhalten werden, für den Grad des gesamten als "akustisches Ausweichen" bezeichneten Verhaltens. Um die Lautparameter dahingehend beurteilen zu können, ob sie sich für eine Trennung der Signalcharakteristika zweier Tiere eignen, wurden 4 Bewertungsklassen gebildet. Dabei wurde für die Einteilung folgende Skala angewendet (unter statistisch verschieden wird hier verstanden, dass der Vergleich des betrachteten Parametermittelwertes für die einzelne beurteilte Echoortungssequenz eine Signifikanz der Unterschiede auf dem 99,0 % Niveau ergab):

- 0 : ---> Keine Eignung; der Parameter ist bei beiden Tieren identisch.
- 1 : ---> Schlecht geeigneter Parameter; die Mittelwerte sind nicht statistisch aber tendenziell verschieden.
- 2 : ---> Guter Parameter; die Mittelwert sind statistisch verschieden, der Parameters ist aber im Verlauf der Sequenz zwischen den beiden Tieren nicht immer getrennt, oder; die Mittelwert sind gleich, aber der Verlauf des Parameters in der Sequenz ist stark getrennt.
- 3 : ---> Idealer Parameter für Jammingavoidance; im Verlauf der Sequenz liegen die Parameter immer klar voneinander getrennt und ausserdem sind auch die Mittelwerte statistisch verschieden.

In die Bewertung sind Faktoren wie etwa Korrelationen mit der Intensität bereits einbezogen, d.h. bei deutlichem Unterschied der Intensitäten wird ein vorliegender Unterschied eines anderen Parameters (z.B. FMA) in der Einstufung entsprechend der Richtung des Intensitätseffektes um eine Klasse besser oder schlechter bewertet. PD, DU, ABSI, FEM, FMA, FMI, DF, INCL, DC, FP und SHAPE (ein neuer Parameter der auf einer optischen, subjektiven Bewertung der Unterschiedlichkeit der Sonagrammformverläufe beruht (vgl. Abbildung 33) sind die Parameter, die zu einer Bewertung der Rufcharakteristika zur Unterscheidung verschiedener Tiere herangezogen wurden.

Die Bewertungen wurden über alle analysierten Aufnahmen einer Art, in denen zwei Tiere in Hörbereich jagten, gemittelt und in Form von Säulengraphiken in Abbildung 58A-D dargestellt. Ein hoher Wert ist Ausdruck dafür, dass der entsprechende Lautparameter bei Begegnunge zweier Tiere häufig unterschiedlich ausfällt. Dies kann darauf hinweisen, dass diese Art den entsprechenden Parameter einsetzt, um Störungen durch Artgenossen bei Begegnungen zu vermeiden. Der Durchschnitt aller Werte für eine Art ist in den Graphiken in der rechten oberen Ecke angegeben (MW).

Die Werte für *Euderma maculatum* liegen allgemein sehr niedrig. Darin spiegelt sich auch die Tatsache wieder, dass lange Perioden von Gruppenflug bei dieser Art nicht vorkommen, da sich die Tiere spätestens nach kurzen Interaktionen aus dem Weg gehen. Eine Notwendigkeit für eine deutliche Unterschiedlichkeit liegt deswegen auch nicht vor.

Auch bei *Eptesicus fuscus* liegen alle Parameter sehr tief, im Durchschnitt sogar noch niedriger als *Euderma maculatum*. Eine erklärende Interpretation für diese Beobachtung ist vor allem auch in Anbetracht der bei den Aufnahmen herrschenden hohen Flugdichten schwer zu finden. Eine mögliche Unterscheidbarkeit (jamming avoidance response) der Rufe zweier Tiere liegt in den gelegentlich beobachteten unterschiedlichen Rufformen (SHAPE), die auch ohne erkennbare Differenzen zwischen anderen Parameter auftraten.

Lasiurus borealis und *Lasiurus cinereus* variieren die Frequenzparameter recht stark, *Lasiurus borealis* zusätzlich auch die Rufdauer. In Anbetracht der verfügbaren Variabilität der Rufparameter ist zu erwarten, dass sich Tiere dieser beiden Arten bei Begegnungen problemlos aus dem gegenseitigen Sendecharakteristikbereich heraushalten können.

Tabelle 8 stellt die gesamte Anzahl der untersuchten Echoortungssequenzen aus der Verhaltenskategorie Gruppenflug in Beziehung zu der Anzahl der darin enthaltenen Sequenzen, während derer die beiden beteiligten Tiere subjektiv beurteilt unterscheidbar waren. In diesen errechneten Prozentwerten spiegeln sich die oben gemachten Beobachtungen noch einmal wieder.

ABBILDUNG 58: Darstellung der Unterscheidbarkeit (SEPARATION) bestimmter Echoortungsparameter und damit Bewertung des Parameters für Jamming-Avoidance.

Verwendete Parameter: Pausendauer (PD), Rufdauer (DU), Intensität der Laute (ABSI), Frequenz maximaler Energie (FEM), höchste Frequenz (FMA), tiefste Frequenz (FMI), Bandbreite (DF), Abfall der Frequenz pro Zeit (INCL), Duty-cycle (DC), prozentualer Anteil der Rufdauer, während der die Amplitude abnahm (FP) und, als neuer Parameter, SHAPE, eine subjektive Beurteilung der Sonagrammform. In allen Sequenzen einer Art, in denen zwei Tiere zu hören waren, wurde jeder der 11 Parameter in eine von 4 Klassen zunehmender Unterscheidbarkeit eingeteilt (vgl. Text für Klassenbeschreibungen). Der Mittelwert für das jeweilige Charakteristikum ist für jede Art eingezeichnet.

A) *Euderma maculatum*, B) *Eptesicus fuscus*, C) *Lasiurus borealis* und D) *Lasiurus cinereus*. Ein hoher Wert eines Parameters weist nach, dass sich dieses Lautcharakteristikum zwischen zwei Tieren häufig unterscheiden lässt. Die Mittelwerte (MW) aller Parameter einer Art sind in den Teilbildern angegeben.

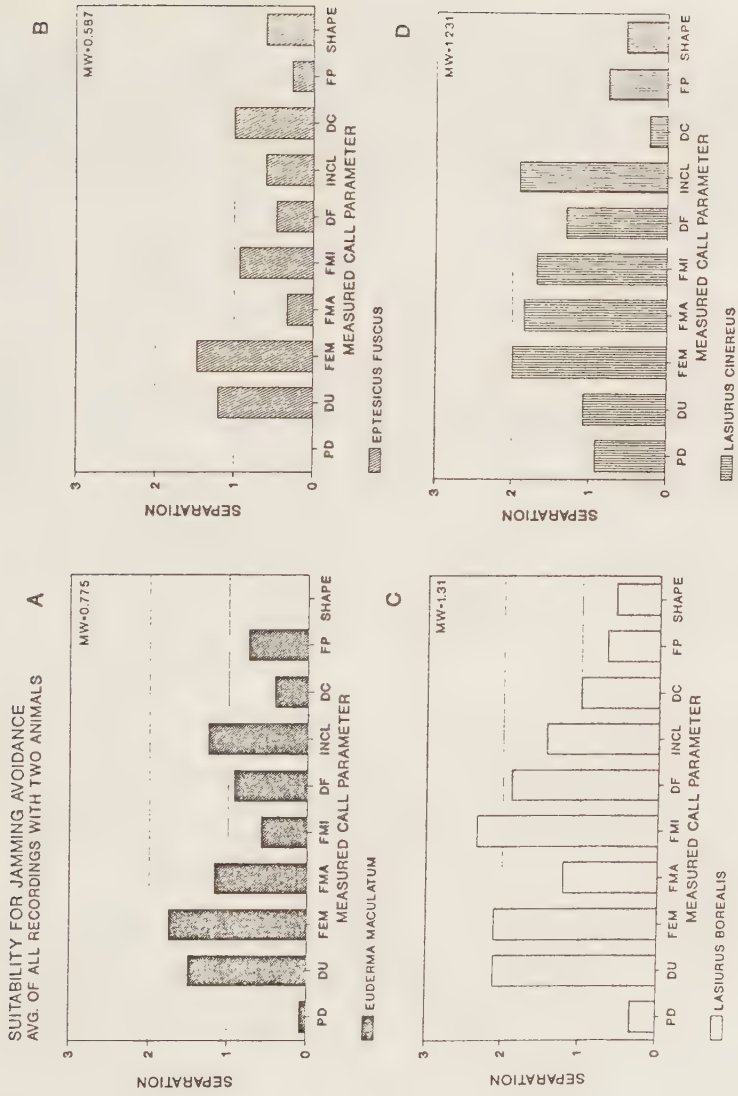


ABBILDUNG 58

TABELLE 8: Häufigkeit der Unterscheidbarkeit der Rufparameter zweier Tiere im Gruppenflug. Die Zeilen geben an (von oben nach unten): Zusammenstellung der Anzahl analysierter Sequenzen der vier Arten, in denen zwei Tiere gleichzeitig flogen (N.SEQ). Anzahl der Sequenzen, in denen die beiden Tiere subjektiv als unterscheidbar eingestuft wurden (N.Unterscheidbar). Prozentualer Anteil der unterscheidbaren von der totalen Anzahl untersuchter Sequenzen (Proz.Unterscheidbarkeit).

ARTEN :	E. MACULATUM	E. FUSCUS	L. BOREALIS	L. CINEREUS	Total
N.SEQ (wo 2 Tiere vorh.)	12	15	9	13	49
N.Unterscheidbar	5	7	7	10	29
Proz. Unterscheidbarkeit	41,67	46,67	77,78	76,92	59,18

5 Diskussion der verwendeten Methoden

5.1 Verhaltensänderungen durch Beobachtereinflüsse

Fang, Markierung:

Eine zuverlässige Aussage über die Variabilität von Echoortungslauten kann nur erhalten werden, wenn die vokalisierenden Tiere identifizierbar sind. Um eine klare Identifikation von Individuen im Freiflug zu ermöglichen, war die Markierung von Tieren eine prinzipielle Voraussetzung für eine erfolgversprechende Bearbeitung der vorliegenden Fragestellungen. Es ist festzuhalten, dass ein Fangen und Handhaben von Wildtieren mit hohem Stress für die betroffenen Individuen verbunden ist. Alles zur Verminderung dieser Belastung Mögliche wurde bei der Behandlung der Tiere vorgesehen. Die Tiere wurden sofort nach dem Fang aus den stets beobachteten Fangvorrichtungen befreit, vermessen, markiert und wieder freigelassen. Einige der markierten Tiere konnten bereits am Abend des Fanges wieder jagend verfolgt werden. Aus der Zahl der wiedergesehenen, und aus dem Verhalten der mit Radiotransmittern verfolgten Tiere ist zu schliessen, dass der Einfluss des Fanges keinen dauerhaften Einfluss auf das Verhalten bewirkt hatte.

Die Markierung mit Ringen an den Flügeln kann bei Arten mit breiter Vorflughaut problematisch sein, da das Propatagium durch die Ringe näher an den Radius herangedrückt wird. Damit wird wahrscheinlich das aerodynamische Verhalten des betroffenen Flügels leicht beeinträchtigt. Ausserdem könnten Verletzungen der Flughaut durch mechanische Bearbeitung der Ringe mit den Zähnen auftreten. Eine Verletzung konnte aber bei keinem der beiden wiedergefangenen Tiere (1 *Eptesicus fuscus*, 1 *Lasiurus cinereus*) festgestellt werden. Ausser der *Lasiurus cinereus* #13., die bereits 1985 markiert und 1986 am selben Platz wiedergefangen wurde, verfieng sich auch eine markierte *Myotis lucifugus* in einem Netz. Dieses Tier war bereits mindestens ein Jahr früher markiert worden und zeigte ebenfalls keine negativen Spuren der Markierung.

Der Einfluss von zusätzlicher Last auf die Flugeigenschaften als quantifizierbares Verhalten wurde von Aldridge & Brigham (1988) untersucht. Ihre Resultate zeigen, dass eine prozentuale Erhöhung des Körpergewichtes um 5% ohne erkennbaren Einfluss auf das Flugverhalten bleibt. Die verwendeten 1 g schweren Radiosender erhöhten das Körpergewicht der markierten und beobachteten Tiere um maximal 6,2%. Der Einfluss auf das Flugverhalten ist damit minimal gehalten worden.

Die meisten Tiere entfernten sich beim Freilassen mit leicht torkelnden Flugmustern. Inwieweit sich diese aus Einflüssen der Handhabung, Markierung oder der Radiotransmitter ergaben, kann nicht differenziert werden. Sämtliche wiedergesehenen Tiere zeigten aber diese Flugunsicherheiten später nicht mehr. Ihr Gesamtverhalten war nicht von dem unmarkierter Tiere unterscheidbar.

Beobachtungsmethode:

Der Einfluss von Handscheinwerfern (Spotlights) auf *Myotis californicus* und *Myotis leibii* beschrieben Woodsworth et al. (1981). Die sekundenlange direkte Beleuchtung von Tieren beider Arten vertrieb die Fledermäuse aus dem Jagdgebiet.

Falls der Lichtkegel nicht direkt auf das Tier gerichtet wird, sondern ihm hinterhergeführt, und das Tier nur im Nebenkegel beleuchtet wurde, war keine Verhaltensbeeinflussung zu beobachten. Von den hier untersuchten Arten lässt sich diese Beobachtung nur für *Eptesicus fuscus* vergleichen. Dank der regelbaren Helligkeit der verwendeten Lampe konnten trotzdem längere ungestörte Aufnahmen hergestellt werden.

Euderma maculatum war dagegen weit störungsanfälliger. Nach einem sehr kurzen Anleuchten zur Identifikation aus weiter Entfernung musste die Nachführlampe ausgeschaltet werden, um das nahende Tier nicht zum Abdrehen zu veranlassen. Das Nachführen des Richtmikrophones war damit zwar erschwert, der langsame Flug der Tiere und die gute Hörbarkeit ihrer Rufe glichen diesen Nachteil aber wieder aus.

Arten der Gattung *Lasiurus* schienen sich in keiner Weise durch das Licht beeindrucken zu lassen. Die Helligkeit wurde trotzdem auf den minimal erforderlichen Wert eingestellt. Eine Parallele dieses toleranten Verhaltens war bereits in der Wahl beleuchteter Plätze als Jagdgebiet zu sehen.

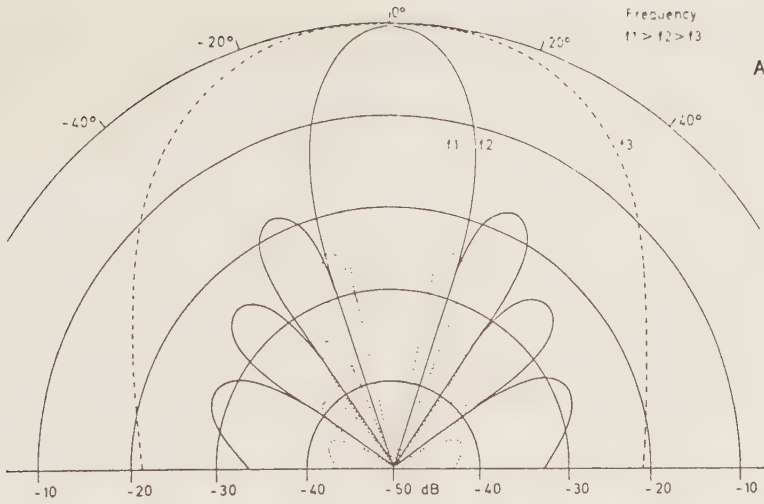
Insgesamt wird der Einfluss von Fang-, Markier- und Beobachtungsmethoden auf das Verhalten aller beobachteten Arten als nicht störend eingestuft. Auf die Aussagen der Lautauswertung hatten diese Eingriffe entsprechend keinen Einfluss.

5.2 Charakteristika der Aufnahmeapparaturen

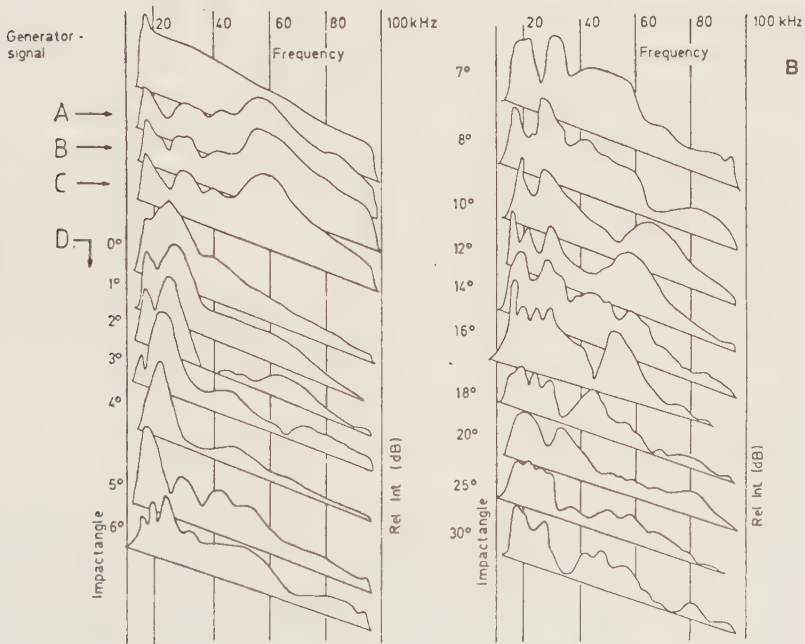
Bereits Griffin (1958) verwendete einen parabolischen Reflektor von 25 cm Durchmesser, um die Reichweite seiner Mikrophone bei Aufnahmen von *Eptesicus fuscus* bis auf 30 m auszuweiten. Die erhöhte Richtcharakteristik muss aber leider mit Verzerrungen der relativen spektralen Intensitäten erkaufte werden, was klar aus dem Amplitudenverlauf des Zeitsignales erkennbar ist. Der Amplitudenverlauf eines akustischen Signales wird bei der Aufnahme in Abhängigkeit von Frequenzverlauf und Einfallswinkel auf das Mikrophon stark beeinträchtigt. Mit zunehmender Richtcharakteristik eines Mikrophones muss eine vermehrte Empfindlichkeit auf solche Modulationen in Kauf genommen werden. Abbildung 59A veranschaulicht einen Querschnitt durch die Abstrahlkeulen eines Lautsprechers für drei Sinusfrequenzen (Modifiziert nach Zwicker & Zollner, 1984).

ABBILDUNG 59: A) Querschnitt durch die räumliche Richtcharakteristik eines akustischen Wandlers. Aufgetragen ist die Empfindlichkeit / Abstrahlintensität (je nach Richtung des Betriebes) für drei unterschiedlich hohe Frequenzen. Mit zunehmender Frequenz (f) wird die Gerichtetheit grösser (Frequenz f_1 > Frequenz f_2 > Frequenz f_3).

B) Unterschiedlich aufgenommene Leistungsspektren: Die oberste Kurve entspricht dem generierten Signal. Kurven A-C zeigen die Aufnahmecharakteristik des Mikrophons in Entfernungen von 10, 17 und 250 cm. Das Signal wurde über einen Ultraschalllautsprecher abgespielt. Alle folgenden Kurven (D und weitere) verdeutlichen die Aufnahmecharakteristik des Mikrophones, in Verbindung mit dem Parabolreflektor, aus zunehmend grösser werdenden Winkeln im Abstand von 2,5 m. Frequenzeinbrüche und Verschiebung derselben werden deutlich. Sie sind Effekte der in Teilbild A illustrierten Nebenkeulen.



A



B

ABBILDUNG 59

Die Aufnahmeempfindlichkeit eines Mikrophones zeigt dieselbe Charakteristik. Je höher die bearbeitete Frequenz, desto enger werden Haupt- und Nebenkeulen. Daraus wird ersichtlich, dass ein FM-Signal nur dann im exakten Amplitudenverlauf aufgezeichnet werden kann, wenn die Signalquelle genau in Vorausrichtung des akustischen Wandlers liegt. Bei einer Testvermessung des Parabolreflektors, der als akustischer Mikrophonverstärker verwendet wurde, konnten die in Abbildung 59B ersichtlichen Amplitudeneinbrüche beobachtet werden. Es ist zu beachten, dass bereits eine Änderung des Einfallswinkels um wenige Grad ein völlig verändertes Bild der spektralen Zusammensetzung ergibt. Diese Effekte werden zusätzlich bedingt durch Interferenzerscheinungen, die an der Mikrophonmembran auftreten, wenn direkt eintreffendes und reflektiertes Signal sich verstärken oder auslöschen (vgl. Aufbau der Mikrophone, Abbildung 12). Für die Lautaufnahmen, die zur Auswertung gelangten, wurde ausschliesslich ein normales QMC-Mikrophon verwendet. Die geringere Richtcharakteristik des Mikrophones und das Fehlen von Interferenzen machen dieses Gerät besser geeignet für verlässliche Lautaufnahmen. Trotzdem ist die Interpretation des Amplitudenverlaufs eines aufgenommenen Signales aus obengenannten Gründen als sehr schwierig einzustufen. In der vorliegenden Arbeit wurde dem Verlauf der Umhüllenden deshalb, ausser für die Berechnung des Zeitpunktes maximaler Intensität, eine untergeordnete Bedeutung zugeordnet. Die relativ hohen Variationskoeffizienten der Dauer sinkender Amplitude im Ruf (FP, 35-45%) werden ursächlich bedingt durch die Kombination dieser Unsicherheit mit der Variabilität der Vokalisation. Eine Trennung der beiden Einflüsse ist nicht möglich.

Die vorliegenden Daten sind im Vergleich zu üblichen Lautaufnahmen mit stationären Mikrophonen (Schnitzler et al., 1987) sicher als verlässlicher zu werten, da das aufgenommene Tier während der Aufnahme durch Nachführen in der Vorausrichtung des Mikrophones gehalten wurde. Die Position eines Tieres bezüglich des Aufnahmемикrophones konnte so relativ definiert beibehalten werden. Dieser Aspekt der Aufnahmebedingungen wird im allgemeinen in der Literatur vernachlässigt. Die Effekte der Gerichtetheit der Signale liessen sich durch die angewendete Aufnahmetechnik nicht völlig vermeiden, wurden aber auf ein Minimum reduziert.

5.3 Richtcharakteristik der Lautaussendung

Vokalisierende Tiere sind eine Form eines akustischen Wandlers, der sich in den Einschränkungen der akustischen Eigenschaften nicht von denen eines elektroakustischen Wandlers (Zwicker & Zollner, 1984) unterscheidet. Dies gilt hier im speziellen für die frequenzabhängige Richtcharakteristik der ausgesandten Signale (vgl. Schnitzler & Grinnell, 1977 für *Rhinolophus ferrumequinum*; Simmons, 1969 für *Eptesicus fuscus*; Shimozawa et al. 1974, für *Myotis grisescens*). Verallgemeinernd aus den drei Arbeiten lässt sich feststellen, dass in einer Winkelabweichung von 45° von der Hauptachse der Lautaussendung die Intensität der repräsentativen Anteile der Ortungsrufe meist mehr als 10 dB abgefallen ist. Entsprechend sind Lautaufnahmen von frei beweglichen Tieren nie objektiv im Frequenzgehalt. Diese Bedingung wäre etwa bei Positionierung des Aufnahmемикrophones in Vorausrichtung eines fixiert gehaltenen vokalisierenden Tieres erfüllt. Die Lautaufnahmen weisen aber entgegen dieser theoretischen Überlegung kaum sig-

nifikanten Unterschiede in Abhängigkeit der relativen Fluglage des Tieres zum Mikrofon auf. Rufe eines Tieres im Anflug können nur in wenigen Sequenzen (Abbildung 39C) systematisch, durch höheren Gehalt an Hochfrequenzanteilen, von solchen des Wegfluges unterschieden werden. Dies ist auf die Tatsache zurückzuführen, dass hauptsächlich Aufnahmen zur Auswertung gelangten, während deren die Tiere sich nicht direkt auf das Mikrofon zu oder von ihm weg bewegten, sondern eine tangentielle Flugrichtung relativ zu der Aufnahmeposition einhielten. Die Aufnahmen enthalten dementsprechend selten die Charakteristik von direkten Frontal- oder Caudalaufnahmen. Für die Wahl der auszuwertenden Tonbandstellen war diese Nivellierung der Ruffrichtcharakteristik, zusammen mit einem verminderten Dopplereffekt bei den beschriebenen relativen Flugrichtungen ausschlaggebend. In der Auswertung wurden jeweils alle Rufe eines Durchfluges gemittelt. Damit sollten sich gelegentlich trotzdem vorhandene Effekte der relativen Lage des Tieres in einem verlässlicheren Mittelwert aufheben, der allerdings gering unter dem realen Wert liegt. Der Verlust an Aussagegenauigkeit über die frontale Rufcharakteristik wurde zugunsten von vergleichbar auswertbaren, längerer Sequenzen in Kauf genommen.

5.4 Schallpropagation und Ortungsreichweite

Schallwellen verlieren frequenzunabhängig mit dem Quadrat der Laufstrecke an Energie, weitere Verluste treten auf durch Grenzeffekte an Schichten unterschiedlicher Windgeschwindigkeiten und Temperaturschichtungen der Atmosphäre, sowie an Strukturen wie Vegetation oder Boden (Brenowitz, 1986). Zusätzlich verliert ein akustisches Signal mit dem Quadrat der Frequenz Energie durch Reibungswärme zwischen Luftmolekülen. Griffin (1971) zeigte, dass dieser Effekt stark von der absoluten Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Aus seinen Angaben berechnet, erleiden Laute von *Lasiurus borealis*, mit einem mittleren FMA von 50 kHz und einem FMI von 30 kHz bei Nachttemperaturen von 15 °C und relativen Feuchtigkeiten von 85% eine Abschwächung von 3,5 dB/m (FMA) und 1,8 dB/m (FMI). Die Differenz der gesamten Abschwächung von 1,7 dB/m bedeutet, dass aus 10 m Entfernung aufgenommene Vokalisationen (50-30 kHz-Sweeps) über die gesamte Bandbreite eine Verzerrung der spektralen Intensitätsanteile von 17 dB aufweisen. Der Effekt atmosphärischer Abschwächung ist aber nicht trennbar von dem willentlichen Erniedrigen von FMA durch das vokalisierende Tier. In einigen Sequenzen sind entsprechend ABSI positiv mit FMA korrelierbar, in anderen wiederum kann ein Tier das leiser auf Band aufgenommen wurde in seinen Rufen höhere Frequenzanteile aufweisen als ein gleichzeitig aufgenommenes Tier mit lauterem Signalen. Klar definieren lässt sich die Situation allerdings in all den Fällen, bei denen oberhalb FMA noch leisere Harmonische erkennbar sind. Unter der, hier erfüllten Voraussetzung, dass in der Auswertkette keine Übersteuerungen vorkommen, kann FMA verlässlich als reale obere Begrenzung der Rufe betrachtet werden. Diese Harmonischen waren bei *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* in der überwiegenden Zahl der ausgewerteten Rufe vorhanden. Änderungen von Rufparametern, die mit solchen der Intensität korrelieren, können auch nicht ursächlich auf die Fluktuationen der Intensitäten und damit des Aufnahmeabstandes zurückgeführt werden. Die Intensität und FMA sind entsprechend als Faktoren der Lautcharakteristik zu betrachten, die von den Tieren unabhängig eingesetzt werden können.

Sowohl aus dem Rufabstand (PD) als auch aus der Intensität der Rufe lassen sich theoretische maximale Reichweiten von Echoortungsrufen errechnen. Vergleicht man die aus Lawrence & Simmons (1982) und Griffin (1971) extrahierbaren Daten für maximale Reichweite der Echoortung in Abhängigkeit von der Signalfrequenz mit den Werten, die aus PD zu errechnen sind, ergeben sich die für die vier Arten in Tabelle 9 eingetragenen Werte hypothetischer Ortsreichweiten.

TABELLE 9: Theoretische Berechnung maximaler Ortsreichweiten der vier untersuchten Arten anhand unterschiedlicher Anhaltspunkte (vgl. auch Text). Aus den Werten für die Pausendauern (PD, MW = Mittelwert) wurde die erste Berechnung ausgeführt. Sie geht von der Annahme aus, dass die Tiere die gesamte Zeit zwischen zwei Vokalisationen auf Echos lauschen. Die zweite Berechnung, für die Ortsreichweiten anhand der Frequenz maximaler Energie (FEM), geht aus von den aufgeführten Schalldrücken der Laute (*Euderma maculatum*: Schätzungen von Woodsworth et al. (1981), übrige Arten: Messwerte an *Myotis lucifugus* von Griffin (1958) übernommen). Für die Berechnungen wird von der Ortung auf einen idealen Reflektor ausgegangen. Ausserdem wurde eine Hörschwelle im Bereich des Ortungs-lautes von 0 dB SPL vorausgesetzt. Die Klimadaten wurden an den Arbeitsplätzen protokolliert und für den Vergleich grob gemittelt.

TIERART:	E.macu.	E.fusc.	L.bore.	L.cine.
Pausendauer:				
PD (MW) [ms]:	369,6	131,2	154,8	222,2
Ortsreichweite, berechnet aus PD, [m]:	63,5	22,5	26,6	38,2
FEM (MW) [kHz]:	9,2	27,5	35,2	21,3
Intensität [dB SPL]:	90,0	110,0	110,0	110,0
Temperatur [°C]:	18,0	18,0	15,0	15,0
Rel. Luftfeuchte [%]:	60,0	60,0	85,0	85,0
Atm. Abschwäch. [dB/m]:	0,3	1,4	2,0	0,9
Ortsreichweite, ber. aus atm. Abschwä. [m]:	50,0	20,0	16,0	22,0
MW der Reichweiten [m]:	56,8	21,3	21,3	30,1

Die Berechnungen für die Ortsreichweiten anhand FEM gehen aus von den aufgeführten Schalldrücken der Laute. Diese entstammen für *Euderma maculatum* den Schätzungen von Woodsworth et al. (1981). Für die übrigen Arten wurden die Messwerte an *Myotis lucifugus* von Griffin (1958) übernommen. Diese Werte scheinen eher konservativ. Vogler & Neuweiler (1983) geben für *Nyctalus noctula*, eine Art die mit Arten der Gattung *Lasiurus* besser vergleichbar scheint als *Myotis lucifugus*, Maximalwerte von 124 dB SPL direkt vor dem Kopf an. Für die Berechnungen wird von der Ortung auf einen idealen Reflektor ausgegangen. Ausserdem wurde

eine Hörschwelle im Bereich des Ortungslautes von 0 dB SPL vorausgesetzt. Die Klimadaten wurden an den Arbeitsplätzen protokolliert, und für den Vergleich grob gemittelt.

Aus den Daten lässt sich sehen, dass sowohl *Euderma maculatum* als auch *Eptesicus fuscus* mit einiger Sicherheit immer mit akustischem Bodenkontakt flogen. Für Arten der Gattung *Lasiurus* differieren die beiden berechneten Werte stärker. *Lasiurus cinereus* flog in aller Regel höher als *Lasiurus borealis*, diese wiederum in Fluglagen von geschätzten 10-20 m (vgl. 3.2. Beschreibung der Arten). Beide Arten bewegen sich damit möglicherweise gelegentlich ausserhalb akustischen Bodenkontaktes. Die Bedeutung spezieller Ortungsverhalten dieser beiden Arten wird in diesem Zusammenhang in einem folgenden Abschnitt separat diskutiert (vgl. 7.2. Interpretationen für Plip-plops).

Die reale Erkennungsdistanz eines biologischen Zieles in der Grössenordnung eines Nachtfalters dürfte für jede Art grob geschätzt bei etwas mehr als 1/10 des Mittelwertes der angegebenen Reichweiten liegen. Ein Vergleich mit Daten von *Pipistrellus kuhli* zeigt gute Übereinstimmung dieser Werte (Schnitzler et al., 1987). Unter der Annahme, dass alle untersuchten Arten eine zeitliche Überlappung von Echo und Ruf zu vermeiden versuchen, um eine Maskierung des Echohörens zu verhindern, kann ausserdem eine Minimaldistanz errechnet werden, unterhalb der ein Objekt ebenfalls mit geringerer Wahrscheinlichkeit erkannt wird. Bei einer Rufdauer von 10 ms beträgt diese Entfernung 1,7 m. Dies bedeutet für *Eptesicus fuscus* und Arten der Gattung *Lasiurus*, dass diese Tiere während der Suchphase räumlich gesehen nur in einem beschränkten Bereich von ca. 2 bis 20 m vor sich Beuteobjekte optimal orten können.

5.5 Charakteristika der Auswertapparaturen

Der Ubiquitous Spektrum Analysator produziert in den Sonagrammen auf dem Graphikmonitor als Resultat der überlagernden Fensterung des Eingangssignales sichtbare Intensitätswellen. Diese Artefakte der Auswertapparatur waren im Signal real nicht vorhanden. Die Pegel der Wellen liegen im allgemeinen mehr als 20 dB unter der Maximalintensität. Die Sonagramme wurden für die Übernahme in den Rechner linear dargestellt. Die Darstellungen auf Papier erfolgten dann aber zur Verdeutlichung auch intensitätsschwacher harmonischer Obertöne in logarithmischen nicht equidistanten Schritten von -6, -12, -24 und -36 dB unterhalb der Maximalintensität. Dadurch werden die Wellen zusätzlich verdeutlicht.

Eine Störung der Messaussagen (FMI, FMA) durch diese Verfälschung der Darstellung wurde auch in Fällen hoher Intensität der Wellen minimal gehalten, indem jeder Ruf nach der Berechnung gesichtet und wenn nötig korrigiert wurde. Trotzdem lässt sich gelegentlich eine Korrelation zwischen FMA resp. FMI und ABSI nachweisen. In diesen Fällen kann dies sowohl als Effekt der atmosphärischen Abschwächung als auch als Artefakt der Analyseapparatur betrachtet werden. Wo bei statistischen Vergleichen Unterschiede in ABSI auftraten, wurden sinngemäss vor allem kleine, in Richtung einer positiven Korrelation mit ABSI weisende, Unterschiede zwischen den Werten von FMA und FMI vorsichtig interpretiert. Die durch die Auswertapparatur entstehenden Intensitätswellen bergen keine Gefahr für die Berechnung der höchsten Rufintensität (T.PEAK; diente zur Berechnung von

FP und ist damit in allen Darstellungen von Mittelwertsonagrammen enthalten), da diese Berechnung nicht in einer Summenfunktion sondern einer Maximumfunktion des Sonagrammes ausgeführt wurde. Die Maxima eines einzelnen Spektrums liegen in allen Fällen weit über den Bereichen, in denen sich die Intensitätswellen ausdehnen.

Es ist mit Sicherheit zu sagen, dass die akustische Auflösung der Fledermäuse sowohl in zeitlicher als auch in spektraler Hinsicht um einiges besser ist, als die der hier verwendeten Apparatur. Das Tier nimmt ausserdem seine Signale eher als Kontinuum eines Frequenzsweeps wahr und kann damit wahrscheinlich weit mehr Information aus einem Echo extrahieren, als es mit den hier untersuchten 10 diskreten Parametern möglich war. Dementsprechend muss auch eingeräumt werden, dass vor allem die verwendete Analysemethode verbessert werden müsste, um eine endgültige Aussage über die Verhältnisse bei *Eptesicus fuscus* machen zu können. Die positiven Aussagen die über *Euderma maculatum*, *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* gemacht werden konnten, würden durch eine Verfeinerung der Auswertung nicht in Frage gestellt werden können.

Alle Zeit- und Frequenzwerte wurden durch Berechnungen oder manuelles Auslesen aus den Sonagrammen ermittelt. Diese Methode bietet im Vergleich zum Messen aus Umhüllenden und Leistungsspektren gewichtige Vorteile. In Lautaufnahmen, die im Freiland erstellt wurden, sind meistens Nebengeräusche sowie Echos der Rufe erkennbar. Dadurch wird das Erkennen von Rufanfang und Rufende in der Umhüllenden oder von Frequenzen im Leistungsspektrum stark erschwert. Es erweist sich beispielsweise als unmöglich, allein anhand der Umhüllenden, die Rufe in Abbildung 35A zeitlich abzugrenzen. Im Sonogramm ist eine Trennung der Rufe problemlos möglich. Sinngemäss kann das Auftreten von Bandrauschen ein Auslesen von Frequenzwerten aus dem Leistungsspektrum verunmöglichen. Die Kontrolle des Sonagrammes ermöglicht auch hier die Bestimmung der klaren Begrenzungen. Im Extremfall kann manchmal sogar bei einem Signal/Rausch-Verhältnis von 1 in der Zeitdarstellung noch ein klarer Sonogrammverlauf erkannt, und eine Zeit- und Frequenzinformation extrahiert werden. Solche Signale wurden aber nie in die Auswertung miteinbezogen.

Bei einigen Lauten von *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* ist die Abgrenzung eines Lautendes auch in den Sonagrammen sehr schwierig. Beide Arten orton gelegentlich mit annähernd reinen CF-Signalen, die, auch wenn kein Echo vorliegt, kein scharfes Ende aufweisen, sondern in der Intensität langsam auslaufen. Bei solchen Rufen musste gelegentlich der Abschluss unter Berücksichtigung des ganzen Ortungsverhaltens der vorliegenden Sequenz geschätzt werden. Die dadurch entstehende Fehlermöglichkeit liegt im Bereich von ± 1 ms, was bei diesen CF-Rufen im Mittel $\pm 10\%$ der Rufdauer entspricht. Wegen der geringen Zahl derartiger Rufe wurde auf eine weitere Berücksichtigung des möglichen Fehlers verzichtet.

Die zeitliche Auflösung sehr kurzer Signale im Sonogramm erreicht eine untere Grenze, bedingt durch die überlappende Fensterung bei der Spektralanalyse. Signale, die kürzer als etwa 0,5 ms sind, wurden in der verwendeten Einstellung im Sonogramm alle mit derselben zeitlichen Ausdehnung dargestellt. Es ist deshalb

nicht auszuschliessen, dass besonders kurze FC von *Eptesicus fuscus* und *Lasiurus cinereus* im Mittel zu lang berechnet wurden. Damit wäre auch DC mit einem geringen Fehler behaftet und in Realität eher von kleinerem Wert.

5.6 Artefakte durch Dopplereffekte

Der Dopplereffekt ändert sich mit der relativen Fluggeschwindigkeit des rufenden Tieres zum Aufnahmepunkt. Da die Relativgeschwindigkeit eine Cosinusfunktion des Winkels zwischen Aufnahmerrichtung und Flugrichtung ist, tritt bei exaktem Tangentialflug keine Frequenzverschiebung auf. Bei der Auswahl auszuwertender Sequenzen wurde Wert auf eine gleichförmige Aufnahmerrichtung relativ zu der Flugrichtung gelegt, um der Idealbedingung Tangentialflug nahe zu kommen. Der Einfluss des Dopplereffektes soll in der Folge trotzdem etwas genauer diskutiert werden.

Bei allen vier Arten konnten zeitweilig Frequenzverschiebungen der Ortungslaute als Reaktion auf die Anwesenheit eines Artgenossen nachgewiesen werden. Aus der Literatur bekannte Fluggeschwindigkeiten der untersuchten Arten (Hayward & Davis, 1964: *Eptesicus fuscus* 4,7 m/s, *Lasiurus cinereus* 5,1 m/s; Norberg, 1987: *Eptesicus fuscus* 9,3 m/s, *Lasiurus borealis* 3,5 m/s) lassen in Kombination mit der spektralen Lage von FEM eine Abschätzung der zu erwartenden Dopplereffekte für einen stationären Beobachter zu. Die nachstehend aufgeführten Werte für die Fluggeschwindigkeit liegen den folgenden Berechnungen zugrunde:

Eptesicus fuscus : 7,0 m/s (Durchschnitt der Literaturangaben; aus eigener Beobachtung wird allerdings die Fluggeschwindigkeit von *Eptesicus fuscus* geringer eingestuft als die von Arten der Gattung *Lasiurus*!)

Lasiurus borealis: 3,5 m/s

Lasiurus cinereus: 5,1 m/s

Euderma maculatum: Es liegen weder Daten über die Fluggeschwindigkeit, noch über die Flügelmorphologie vor, anhand letzterer hätte auf den ungefähren Geschwindigkeitsbereich geschlossen werden können. Die Art flog subjektiv betrachtet im Jagdflug bedeutend langsamer als die 3 anderen Arten. Im Sinne der hier durchgeführten Kontrollen von Dopplereffekten soll trotzdem ein hoher Wert von 5,0 m/s angenommen werden.

Die, für einen stationären Beobachter entstehenden, Dopplerverschiebungen des Signales eines bewegten Senders lassen sich errechnen nach:

$$F(t) = \frac{F(o)}{1 - v / c} - F(o) ,$$

wobei $F(t)$ den Wert der theoretischen Dopplerverschiebung, $F(o)$ die Sendefrequenz, v die Fluggeschwindigkeit und c die Schallgeschwindigkeit (344 m/s bei 20°C) darstellen.

Die aus obiger Formel errechneten Zahlenwerte von $F(t)$ für $F(o)=1$ kHz bis $F(o)=141$ kHz und $v=1$ m/s bis $v=15$ m/s, sind in Tabelle 10 aufgelistet. Die Tabelle diene als Grundlage für die Darstellung der Ebene in Abbildung 60.

TABELLE 10: Betrag der einfachen Dopplerverschiebung einer Sendefrequenz von 1-141 kHz eines, mit 1-15 m/s bewegten, Senders für einen stationären Beobachter.

DOPPLER-SHIFT [kHz] :		FLUGGESCHWINDIGKEIT [m/s]														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
F	1	,00	,01	,01	,01	,02	,02	,02	,02	,03	,03	,03	,04	,04	,04	,05
R	11	,03	,06	,10	,13	,16	,20	,23	,26	,30	,33	,36	,40	,43	,47	,50
E	21	,06	,12	,19	,25	,31	,37	,44	,50	,56	,63	,69	,76	,83	,89	,96
W	31	,09	,18	,27	,37	,46	,55	,64	,74	,83	,93	1,02	1,12	1,22	1,32	1,41
U	41	,12	,24	,36	,48	,61	,73	,85	,98	1,10	1,23	1,35	1,48	1,61	1,74	1,87
E	51	,15	,30	,45	,60	,75	,91	1,06	1,21	1,37	1,53	1,69	1,84	2,00	2,16	2,33
N	61	,18	,36	,54	,72	,90	1,08	1,27	1,45	1,64	1,83	2,02	2,21	2,40	2,59	2,78
Z	71	,21	,42	,63	,84	1,05	1,26	1,48	1,69	1,91	2,13	2,35	2,57	2,79	3,01	3,24
	81	,24	,47	,71	,95	1,20	1,44	1,68	1,93	2,18	2,43	2,68	2,93	3,18	3,44	3,69
	91	,27	,53	,80	1,07	1,34	1,62	1,89	2,17	2,45	2,73	3,01	3,29	3,57	3,86	4,15
[	101	,29	,59	,89	1,19	1,49	1,79	2,10	2,41	2,71	3,02	3,34	3,65	3,97	4,29	4,61
k	111	,32	,65	,98	1,31	1,64	1,97	2,31	2,64	2,98	3,32	3,67	4,01	4,36	4,71	5,06
H	121	,35	,71	1,07	1,42	1,79	2,15	2,51	2,88	3,25	3,62	4,00	4,37	4,75	5,13	5,52
z	131	,38	,77	1,15	1,54	1,93	2,33	2,72	3,12	3,52	3,92	4,33	4,74	5,15	5,56	5,97
]	141	,41	,83	1,24	1,66	2,08	2,50	2,93	3,36	3,79	4,22	4,66	5,10	5,54	5,98	6,43

Berechnet man aus obigen Fluggeschwindigkeiten und FEM (eigene Messwerte) die auftretenden Dopplereffekte, so ergeben sich die in Tabelle 11 zusammengestellten Werte.

In Abbildung 60 ist die Lage der Arten in einer dreidimensionalen Graphik als Funktion von Fluggeschwindigkeit (v), der Ortungsfrequenz (FEM) und der einfachen Dopplerverschiebung (F(t)) zu erkennen. Ausgehend von der Hypothese, die im Verlaufe von ausgewählten Sequenzen beobachteten Frequenzunterschiede zwischen zwei Tieren seien Dopplerverschiebungen, hervorgerufen durch die Relativgeschwindigkeit der beiden Tiere, lässt sich der Geschwindigkeitseffekt eines Tieres durch Halbierung der Frequenzdifferenz isolieren (F(r) [real], in Tabelle 11). Dieser Wert wurde für jede Art als Isolinie in Abbildung 60 eingezeichnet. Es wird ersichtlich, dass unrealistische Fluggeschwindigkeiten oder Ruffrequenzen vorausgesetzt werden müssen, um die in einigen Sequenzen beobachteten absoluten Frequenzverschiebungen erklären zu können. Im weiteren sei auf die oben erwähnte, relativ zum Aufnahmestandort tangentielle Flugrichtung der Tiere verwiesen, welche die Relativgeschwindigkeit weiter verkleinert. Diese Ausführungen sollen auch theoretisch untermauern, dass die im Ablauf von Tierbegegnungen beobachteten Frequenzdifferenzen real vorhanden waren.

TABELLE 11: Berechnete Dopplerverschiebungen der Ruffrequenzen der untersuchten Arten im Vergleich zu den in Echoortungssequenzen zu findenden Frequenzverschiebungen. v : Fluggeschwindigkeit der Tiere (aus Literaturangaben, vgl. Text, sowie Schätzungen); FEM: Mittlere Frequenz maximaler Energie der Suchrufe der entsprechenden Art; $F(t)$: Theoretische einfache Dopplerverschiebung, berechnet aus FEM bei einer Sendergeschwindigkeit von v , für einen stationären Beobachter; $F(r)$: $\frac{1}{2}$ der real beobachteten Differenzen von FEM zwischen zwei Tieren (Unter der Annahme entgegengesetzter Flugrichtungen kann die Hälfte der Frequenzverschiebung als durch eine Sendergeschwindigkeit verursacht betrachtet werden).

Art	v [m/s]	FEM [kHz]	$F(t)$ [kHz]	$F(r)$ [kHz]
<i>Euderma maculatum</i>	5,0	9,3	0,14	0,85
<i>Eptesicus fuscus</i>	7,0	27,5	0,57	1,89
<i>Lasiurus borealis</i>	3,5	35,3	0,36	1,51
<i>Lasiurus cinereus</i>	5,1	21,3	0,32	2,89

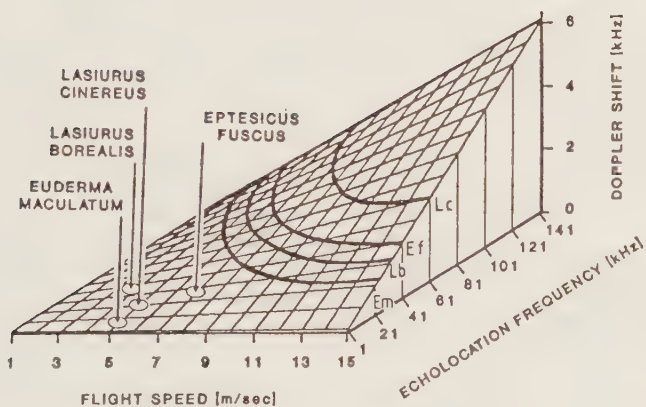


ABBILDUNG 60: Der Betrag der einfachen Dopplerverschiebung für einen stationären Beobachter ist in Funktion der Senderfrequenz und der Sendergeschwindigkeit als gebogene schiefe Ebene dargestellt. Die Lage der 4 Arten auf der Ebene ist mit Pfeilen markiert. Die Isolinien markieren den Betrag der halben Differenz der Frequenzen maximaler Energie (FEM), die bei den entsprechenden Arten im Verlauf von Begegnungen zwischen zwei Tieren beobachtet werden konnte. Aus der Darstellung ist zu entnehmen, dass unrealistisch hohe Fluggeschwindigkeiten oder Ortungsfrequenzen angenommen werden müssten, um die in den Aufnahmen beobachteten Differenzen von FEM zwischen zwei Tieren erklären zu können.

5.7 Statistische Auswertung

Die Prüfungen von Hypothesen anhand von statistischen Tests unterliegen zwei unterschiedlichen primären Fehlermöglichkeiten. Die Nullhypothese (Aussage: beide Werte sind identisch) kann fälschlicherweise abgelehnt werden (Risiko I), andererseits kann die Nullhypothese unberechtigt beibehalten werden (Risiko II; Sachs, 1984). Die Irrtumswahrscheinlichkeit p eines Tests gibt gleichzeitig die Grösse des I. Risikos an. Das Risiko II. Art wird bei endlichem N und kleinem p gross. Dies bedeutet dass eine hohe Wahrscheinlichkeit vorliegt, für eine irrtümliche Beibehaltung der Nullhypothese. Die Aussagekraft (Teststärke) einer statistischen Prüfung erhöht sich mit der Anzahl involvierter Elemente (N) und der Höhe der Signifikanzgrenze α ($\alpha = p-1$). Bei kleinem N wird die Gefahr einer irrtümlichen Beibehaltung der Nullhypothese gross. In den vorgenommenen Vergleichen treten sehr unterschiedliche N auf (8-704). Zusammen mit den verwendeten Irrtumswahrscheinlichkeiten von $p = 0,01$ resp. $p = 0,001$ (vgl. 3.7.1. Signifikanzgrenzen) führte dies zu einer konservativen Testart: Es wurde schwerpunktmässig Wert auf eine sichere Unterscheidung vorhandener Differenzen gelegt, während fälschlicherweise beibehaltene Nullhypothesen (d.h. Werte werden als identisch betrachtet) in Kauf genommen wurden.

Bei einigen Vergleichen, in denen die Werte bei hohen N signifikant trennbar sind, ist trotzdem die Aussage genau abzuwägen. In gewissen Fragestellungen sollte auch eine grosse Zahl von unterschiedlichen Tieren (hohe Vielfalt oder Anzahl der Ortungssequenzen, aus dem die Rufe stammen) vorliegen, um eine klare Aussage über ein Verhalten machen zu können. Dies ist nicht immer gewährleistet. Als Beispiel sei der Vergleich von 104 Rufen der Annäherungsphase (*Eptesicus fuscus*) im Einzelflug gegen 21 Rufe der Annäherungsphase in Gruppenflug erwähnt, wobei letztere aus zwei Sequenzen stammen. Hier könnte ein Fehler durch die geringe Auswahl der Tiere (hier maximal 2) entstehen. Die Wahrscheinlichkeit, dass bei n verschiedenen Stichproben zufällig eine Signifikanz auftritt, kann mit Hilfe des Binoms $(p + [1-p])^n$ berechnet werden. Daraus ergibt sich für 2 Stichproben (n) und der Wahl einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,01$ eine minimale Wahrscheinlichkeit von 0,0001, dass beide Stichproben gleichzeitig zur Verwerfung der Nullhypothese führen (Sachs, 1984). Dies ist aber im vorliegenden Beispiel der Fall. Durch den Einbezug von meist mehr als zwei Stichprobengruppen in die statistischen Vergleiche zwischen unterschiedlichen Tieren oder unterschiedlichem Verhalten wurde der Gefahr der beschriebenen Art Genüge getan.

Zu den Aussagen über Korrelation sei hinzugefügt, dass ein Vorliegen einer Beziehung zwischen unterschiedlichen Parametern noch nichts aussagt über die Kausalität der Beziehung. Parameter wie FMA und ABSI zeigen in einigen Sequenzen Korrelationen, die anhand der vorliegenden Literatur über Einflüsse auf die Schallausbreitung (vgl. 5.4. Schallpropagation und Ortungsreichweite) kausal verbunden erscheinen. Die beispielsweise in Abbildung 39D erkennbare Korrelation zwischen PD und FEM dagegen ist vorsichtig zu interpretieren. Ein kausaler Zusammenhang ist hier kaum gegeben, hier liegt eher eine Gemeinsamkeitskorrelation (Beispiel: Korrelation zwischen Länge des rechten und des linken Armes!) vor. Die zusätzliche Aufteilung der Werte in zwei Punktwolken birgt hier ausserdem die Gefahr einer Bezugsherstellung zwischen nicht zusammengehörigen Gruppen (Inhomogenitätskorrelation; Sachs, 1984).

Bei einer angenommenen mittleren Anzahl von 200 Rufen die von einem Tier ausgewertet wurden und einer mittleren angenommenen Pausendauer von 100 ms entspricht die ausgewertete Zeitdauer einer Spanne von 20 sec. Dies macht bloss ca. 0.1% einer nächtlichen Jagdperiode von geschätzten 5 Stunden aus. Die Wahrscheinlichkeit, dass in dieser Zeit bereits die gesamte Variabilität des Tieres erfasst wird, muss als sehr gering eingestuft werden. Die beschriebene Flexibilität ist entsprechend in allen Fällen als untere Grenze der vorhandenen Möglichkeiten zu werten.

6 Diskussion der Resultate

6.1 *Euderma maculatum*

6.1.1 Echoortungsrufe

Euderma maculatum bildet, im Gegensatz zu *Eptesicus fuscus* und Arten der Gattung *Lasiurus*, die das bekannte Vespertilionidenmuster im Spektrum der Rufformen zeigen (Ahlén, 1981; Weid & Helversen, 1987), keine sehr flachen Rufe. Die Abfolge und die Variabilität der Rufe über den ganzen Verhaltensbereich betrachtet machen ausserdem einen eher unflexiblen, mechanistischen Eindruck. Die in Tabelle 2 zusammengestellten Daten decken sich, bis auf die Werte für die Ruldauer, mit den von Leonard & Fenton (1984) gemachten Angaben.

Die tiefen, gut hörbaren Echoortungsrufe von *Euderma maculatum* sind durch die atmosphärische Abschwächung von Schallwellen weniger betroffen (Griffin, 1971; Lawrence & Simmons, 1982), als dies bei höheren Frequenzen der Fall ist. Die Laute sind wegen der niedrigen Frequenzlage trotz der mittleren Intensität (Woodsworth et al., 1981) auf sehr grosse Distanzen (ca. 200m) hörbar. Dies ermöglicht eine hohe Reichweite der Echoortung. Aus der niedrigen Pulsrepetitionsrate von 3 Rufen/Sekunde und der Intensität der Rufe lässt sich eine hypotetische maximale Ortsreichweite von über 50 m errechnen (vgl. 5.4. Schallpropagation und Ortsreichweite). Zusammen mit der geringeren Gerichtetheit niedriger Frequenzen bewirkt dies gleichzeitig, dass ein Jagdgebiet für Artgenossen auf weite Distanz erkennbar ist, was einer räumlichen Verteilung der Tiere entgegenkommt. Das territoriale Verhalten bei Annäherung eines Artgenossen (Leonard & Fenton, 1984) kann dabei den Nutzen interindividuellen Lauschens auf potentiell erfolgreiche Jagdgebiete verhindern (Barclay, 1982; Balcombe & Fenton, 1988; vgl. 6.3.3.4. Attraktivität von Feeding Buzzes).

Im weiteren sind die niederfrequenten, Ortungslaute mittlerer Intensität von *Euderma maculatum* eine gute Anpassung an das Hörvermögen von Nachtfaltern (Fullard et al., 1983). Im allgemeinen überdecken sich zwar die Bereiche besten Hörens der Nachtfalter mit der spektralen Lage der Ortungslaute der Fledermausfauna des Biotops. Fullard et al. zeigen aber, dass die Insekten eine stark erhöhte Hörschwelle im Bereich der Ortungslaute von *Euderma maculatum* haben. Dies verhindert, dass jagende Tiere frühzeitig entdeckt werden.

Da niederfrequente Signale von sehr kleinen Objekten schlecht reflektiert werden (vgl. 7.1. Ortungsrufe im Lichte der Signaltheorie), könnten die Echoortungsrufe von *Euderma maculatum* bereits als "Dimensionsfilter" für lohnenswerte Ziele

(grössere Nachtfalter) dienen! *Euderma maculatum* ist kein Einzelfall hinsichtlich spektraler Lage seiner Ortungsrufe. Vergleichbar niederfrequente Ortungslaute, die im menschlichen Hörbereich liegen, wurden beispielsweise auch von *Tadarida macrotis* (Fenton, 1972), *Otomops martiensseni* (Fenton, 1975), *Peropteryx macrotis* (Pye, 1973) beschrieben.

Die sehr grossen Ohren von *Euderma maculatum* sind, im Zusammenhang mit den wenig intensiven, niederfrequenten Echoortungsrufen gesehen, vielleicht eine Anpassung an die langwelligen Signale der Ortungslaute. Die Arten der nächstverwandten Gattung *Plecotus* sowie Arten, deren Jagdverhalten auf passiver Lokalisation von Geräuschen der Beute basiert (*Megaderma lyra*, Fiedler, 1979; *Cardioderma cor*, Ryan & Tuttle, 1987; *Nycteris grandis*, *Nycteris thebaica*, Fenton et al., 1983; *Macroderma gigas*, Guppy & Coles, 1988), haben im Gegensatz dazu, wahrscheinlich als Anpassung an den Frequenzgehalt dieser Geräusche, prominente Pinnae entwickelt. Ihre ausnahmslos sehr kurzen und extrem breitbandigen Ortungslaute liegen im höheren Frequenzbereich von 20 - 150 kHz. Für *Euderma maculatum* konnten weder in den eigenen Beobachtungen, noch in der Literatur (Leonard & Fenton, 1982) Hinweise auf passives Lauschen und Gleaning (Sammeln von Beute von Oberflächen) gefunden werden. Entsprechend mögen zwar die Gründe für die Anpassung der Pinnae verschieden sein, aber in beiden Fällen wirken die grossen Ohrmuscheln als akustische Verstärker für leise, langwellige Signale (Guppy & Coles, 1988).

Doppelpulse, wie auch schon von Leonard & Fenton (1984) beschrieben, wurden auch in der vorliegenden Untersuchung gefunden. Zusätzlich treten in verschiedenen Aufnahmen unterschiedliche Rufabstände zwischen den beiden Pulsen auf. Ein Echoeffekt kann ausgeschlossen werden. Die Doppelpulse fanden sich in unregelmässigen Abständen und Häufigkeiten. Es liess sich kein Bezug zu einem bestimmten Verhalten herstellen. Vogler & Neuweiler (1983) erwähnen ähnliche Doppelpulse bei einigen *Nyctalus noctula*, die im Labor flogen. Die Tiere hielten aber die Rufstruktur über einen ganzen Flug konstant, ausserdem änderten sich die zeitliche Lage der Doppelpulse nicht. Auch *Myotis bechsteini* ortet nach Ahlén (1981) mit Doppelsignalen, die im festen Abstand von 2 ms liegen. Derselbe Autor erwähnt gelegentlich bei *Barbastella barbastellus* auftretenden Doppelpulse wenn die Tiere in geschlossenen Räumen fliegen. Bradbury (1970) findet in *Vampyrum spectrum* Rufe ähnlicher Ausprägung, die sich aber, im Gegensatz zu den bei *Euderma maculatum* erkennbaren Signalen, bei einer Analyse als Harmonische einer gemeinsamen, unterdrückten Grundfrequenz erweisen. Über die Funktion der Doppelsignale herrscht Unklarheit.

6.1.2 Feeding Buzz

Leonard & Fenton (1982) beobachten häufig ein steiles Abtauchen von *Euderma maculatum* unter gleichzeitigem Auftreten eines Feeding Buzz. Die Autoren zeigen aber nie den Verlauf der Ortungsrufe in einer solchen Fanghandlung auf. In den eigenen Beobachtungen ist der Feeding Buzz gekennzeichnet durch Signale, die bis zum Verschwinden kontinuierlich leiser, kürzer und schmalbandiger werden. Nach dem Feeding Buzz ist immer eine langsame Annäherung an das normale Suchverhalten zu beobachten. Die Pulse werden langsam lauter und folgen sich in grösseren Abständen. Die Tiere konnten während der Fanghandlungen nie direkt beobachtet werden (vgl. 5.1. Verhaltensänderungen durch Beobachtereinflüsse). Im Zusammen-

hang mit der Strukturierung des Geländes (lockere Föhrenguppen) und der Beobachtung von Leonard & Fenton kann spekuliert werden, dass die Tiere bei der Verfolgung eines Falters bis in tiefere Fluglagen zwischen die Bäume abtauchen. Nach dem Fang würden sie wieder normale Suchflughöhe aufsuchen. Diese Aufstiegsphase zwischen der Vegetation könnte die erhöhte Pulsrate sowie die ansteigende Intensität der Vokalisationen erklären.

6.1.3 Harmonische Struktur der Echoortungslaute

Im Gegensatz zu Angaben von Leonard & Fenton (1984) wurden in den vorliegenden Untersuchungen in Lauten von *Euderma maculatum* in den allermeisten Fällen keine höheren Harmonischen der Laute gefunden. Zwei Erklärungsmöglichkeiten für diesen Unterschied bieten sich an.

Die Auswertung höherer Harmonischer bei Echoortungsrufen muss als äusserst schwierig bezeichnet werden. Das Auftauchen von Harmonischen kann bereits bei geringsten Nichtlinearitäten eines Gliedes der Aufnahme- oder Analyseketten als Artefakt auftreten (Weid & Helversen 1987). Die zusätzliche höhere Gerichtetheit hoher Frequenzen kann sehr leicht etwa zu Amplitudenmodulationen des Verlaufes der Harmonischen führen. Kalibrationsaufnahmen von Sinussignalen, die über die Ultraschalllautsprecher abgespielt und mit denselben Geräten und Einstellungen, wie im Feld verwendet, aufgezeichnet wurden, boten eine Testmöglichkeit der Linearität der gemachten Aufnahmen. Diese Aufnahmen zeigten in der Auswertung auch nur reine Sinussignale. Die in der Arbeit gemachten, positiven Aussagen über das Vorhandensein von Harmonischen sind deswegen gerechtfertigt. In Situationen, in denen keine Obertöne nachweisbar sind, kann aber eine Richtigkeit der Aussagen nicht garantiert werden.

Fenton & Leonard (1984) könnten minimale Verzerrungen der Aufnahmen nicht berücksichtigt haben. Das von ihnen gefundene Muster der Intensitätsverteilungen der höheren Harmonischen erinnert sehr stark an die ersten in der Spektralanalyse sichtbaren Anzeichen von Übersteuerungen eines Sinustones. Dies könnte die Unterschiede zugunsten der hier vorliegenden Daten erklären. Andererseits haben Woodsworth et al. (1981) festgestellt, dass die Ortungslaute von *Euderma maculatum* zwar für uns sehr weit hörbar sind. Dies weist die Vokalisationen aber keineswegs als laut aus, da unsere nichtlineare Hörempfindlichkeit in einer solchen Bewertung mitwirkt. Aus der maximalen Entfernung von ca. 200-300 m, aus der die Rufe von *Euderma maculatum* hörbar sind und der Frequenzlage der Signale schätzen Woodsworth et al. einen Schalldruck von maximal 90 dB SPL für die Vokalisationen. Die Aufnahmen von Leonard & Fenton entstanden mit einem Mikrophon, das auf 10 m Höhe befestigt war. Trotz der Bemerkung der Autoren, dass sich der Abstand zwischen Fledermaus und Mikrophon zwischen 20 und 50 m bewegt habe, was sich in etwa mit den eigenen Aufnahmeabständen deckt, kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass sich die Tiere während der Aufnahmen näher beim Mikrophon aufhielten, als dies bei meinen Aufnahmen der Fall war. Auch dies würde, bei der vermuteten mittleren Intensität der Laute, eine Erklärung für die unterschiedliche harmonische Struktur der Signale liefern. Die zweite Erklärung kann favorisiert werden, da sich in einigen wenigen Sonagrammen Anzeichen von Harmonischen nachweisen liessen (Abbildung 17A).

6.1.4 Reaktion auf Artgenossen und PB von Rufen

Leonard & Fenton (1984) zeigen ein auffälliges Interaktionsverhalten von *Euderma maculatum* gegenüber Artgenossen. Dies liess sich auch durch Playbacks (PB) von Rufsequenzen auslösen, wenn die PB in einer Nähe von ca. 50 m erfolgen. Die Tiere näherten sich der Abspielstelle unter Ausserung einer Buzz-artigen Lautsequenz, bevor sie sich dann entfernten. PB von anderen Signalen hatten keinen Effekt. Vergleichbares Verhalten wurde auch in der vorliegenden Arbeit gefunden. Die Ortungslaute an sich änderten sich während der beobachteten Interaktionen nicht. Einzig die Rufabstände wurde deutlich verkürzt. Bei den eigenen PB-Versuchen zeigte *Euderma maculatum* im Gegensatz zu der Literaturangabe ein differenzierteres Verhaltensmuster, das sich zweiteilen lässt. Falls das Tier zum Zeitpunkt des Startes des PB direkt über dem Lautsprecher flog (deutlich näher als 50m !), erhöhte es im allgemeinen seine Pulsrepetitionsrate (PRR) und schien einen kurzen Moment über dem Lautsprecher zu verharren oder sich ihm sogar zu nähern. Darauf entfernte sich das Tier in allen Fällen mit einer wieder leicht erniedrigten PRR. Falls das Tier etwas seitlich, in grösserem Abstand als ca. 10 m vom Lautsprecher flog, wenn das PB einsetzte, entfernten es sich mit leicht erhöhter PRR sofort vom Abspielgebiet. Die erhöhte PRR dieser Wegflüge scheint nichts mehr mit der eigentlichen Störung zu tun zu haben. Die Tiere fliegen auch bei normalem Transferflug mit einer gegenüber dem klaren Suchflug leicht erhöhten PRR. Dies erhöht die zeitliche Auflösung der Ortung bei diesem Flugverhalten, das als schneller empfunden wurde als der übliche Jagdsuchflug (Commuting flight <-> search flight). Gleichzeitig könnte eine kommunikative Rolle für andere Tiere, deren momentane Jagdgebiete durchflogen werden, vorliegen. Das Verhalten während der Playbacks wurde nicht weiter differenziert, da die PB eigentlich eingesetzt wurden, um die Variabilität der Ortsungsrufe der Art besser beobachten zu können. Eine solche liegt in diesem Verhalten, mit Ausnahme von PD, nicht vor.

6.2 *Eptesicus fuscus*

6.2.1 Echoortungsrufe

Griffin (1958) gibt für *Eptesicus fuscus* eine Ruflänge von 10-15 ms an, wenn die Tiere 9-12 m über festem Untergrund fliegen. Die Rufe verkürzen sich in der Annäherungsphase auf 3-4 ms. Die Frequenzlage von Suchrufen liegt bei 30 kHz, die Rufe können deutlich frequenzflache Anteile am Ende aufweisen. Diese Daten stehen in guter Übereinstimmung mit den selber gefundenen Werten (vgl. Tabelle 3). Im Labor werden ausschliesslich kürzere Pulsdauern von 2-4 ms gefunden, die ausserdem ein breiteres Frequenzband belegen. Griffin bezeichnet die in Abhängigkeit von unterschiedlichen Verhaltens- und Umgebungssituationen beobachtete innerartliche Variabilität von Lautdauer und Frequenzverlauf als gross. Die Pulsabstände in 6-12 m Flughöhe betragen nach seinen Angaben ca. 100 ms, steigen aber bei 15-22,5 m Flughöhe auf etwa 250 ms an. Diese Beziehung, sowie seine Beobachtung von langen Suchrufen (meist über 10 ms) und dem gelegentlichen Auftreten von klaren CF-Signalen in hohem Suchflug korrelieren gut mit dem in der vorliegenden Untersuchung meist geringeren Flugabstand (5-10 m) zu festen Strukturen. Die ausgewerteten Rufe von *Eptesicus fuscus* wiesen immer einen klar erkennbaren FM-Anteil auf, endeten aber in der Suchphase meist in einem CF-Teil.

Die Beobachtungen gebietsabhängiger Variabilitäten bei Arten der Gattung *Lasiurus* (vgl. 4.5.6. und 4.6.7. Gebietsspezifische Signaleigenschaften) sowie Literaturangaben über das Verhalten anderer Arten illustriert dies ebenso (Ahlén, 1981; Weid & Helverson, 1987). Simmons et al. (1978) macht darauf aufmerksam, dass das im Vergleich zu *Tadarida mexicana* seltenere oder kaum beobachtete Auftreten von CF-Rufen bei *Eptesicus fuscus* auch mit der Tatsache zusammenhängen könnte, dass die beiden Arten in unterschiedlicher Nähe zu festen Strukturen zu jagen pflegen. Simmons et al. (1979b) beschreiben, in Übereinstimmung mit eigenen Beobachtungen, dass *Eptesicus fuscus* in mittlerer Entfernung zu festen Objekten (Echo-clutter) jagt und entsprechend nicht immer auf alleinigen Einsatz von FM-Signalen angewiesen ist, gelegentlich also auch CF-Anteile in den Vokalisationen zeigt. Die Autoren bezeichnen das Verfolgungs- und Ortungsverhalten von *Eptesicus fuscus* als obstacle-monitoring-pursuit-strategy im Gegensatz zum Verhalten von *Tadarida mexicana* (oder auch Arten der Gattung *Lasiurus*, eigene Einschätzung), welches von den Autoren als basic-pursuit-strategy bezeichnet wird. Mit den Ausdrücken wird versucht, das Jagen in Umgebungen, die störende Echos hervorbringen, umfassend gegen dasjenige im offenen Luftraum abzugrenzen.

6.2.2 Jagdverhalten

Eptesicus fuscus jagte am Aufnahmeplatz über Wasser in geringeren Dichten über den Bereichen hoher Turbulenzen. Ausserdem flogen die Tiere meist in grösseren Höhen über dem Wasserspiegel (mindestens 2-5 m Höhe). Beides steht in Übereinstimmung mit den von Frenckell & Barclay (1987) gemachten Überlegungen über die Problematik der Ortung im Bereich von bewegtem Wasser. Die Autoren zeigen, dass *Myotis lucifugus* bevorzugt über Bereichen ruhiger Wasseroberflächen jagte, wo störende Echos vom ortenden Tier weg reflektiert werden. Frenckell & Barclay weisen darauf hin, dass Turbulenzen der Wasseroberfläche weniger durch das Wasserrauschen, als vielmehr durch die vielfältigen Echos (bis 15 db SPL) der bewegten Oberfläche hoher Reflektivität, die Gefahr einer Maskierung interessierender, leiserer Insektenechos beinhalten.

Die ausgewerteten Feeding Buzzes von *Eptesicus fuscus* weisen einen Ablauf der Rufe auf, der mit der Beschreibung von Griffin (1958) übereinstimmt. Die Laute ändern sich im Verlauf der Fanghandlung vergleichbar wie auch für andere Vespertilioniden beschrieben (z.B. *Pipistrellus kuhli*, Schnitzler et al., 1987; *Myotis daubentoni*, Kalko & Schnitzler, 1989).

6.2.3 Verhalten in Jagdgruppen

Als Fazit aus den Berechnungen über die zeitlichen Abstände der Rufe zweier Tiere kann gesagt werden, dass sich *Eptesicus fuscus* offenbar nicht um zeitliche Koordination der Rufabfolge mit Artgenossen kümmert. Zusammen mit der geringen Variabilität der Messparameter der Ortungslaute muss bei dieser Art ein relativ fein entwickeltes akustisches Mustererkennungsvermögen postuliert werden. Dieses würde es ihr ermöglichen, anhand von Feinheiten der Frequenz-Zeitverläufe der Echoortungsrufe, oder aufgrund von Faktoren, die der vorliegenden Analyse entgangen sind, Störungen durch Artgenossen zu entgehen.

Eptesicus fuscus ist in der Lage zwei sich gegenseitig räumlich nicht verdeckende, hintereinander liegende Objekte von einem einzelnen zu unterscheiden, sofern die beiden Objekte einen gewissen Minimalabstand haben. Im Bereich der Unterscheidungsschwelle trifft vom Einzelziel ein Einzelecho des 3-4 ms langen Rufes ein, während vom Doppelziel zwei Echos eintreffen, die sich bis auf einen Zeitraum von 1 ms überlappen. Wenn die Überlagerung noch grösser wird (d.h. die Objekte liegen noch näher), versagt *Eptesicus fuscus* bei der Unterscheidung (Simmons et al., 1988). Dies weist darauf hin, dass eine Simultanverdeckung durch gleichartige Signale erst bei sehr grosser zeitlicher Überlappung stattfindet. Diese Unempfindlichkeit gegen Störungen durch gleichartige Signale zeigte *Eptesicus fuscus* auch bei den Lautaufnahmen von Gruppenflügen. Die auffällige zeitliche Annäherung oder sogar Überlagerung von Vokalisationen zweier Tiere, wie sie häufig bei *Eptesicus fuscus* beobachtet werden konnten (vgl. Abbildungen 33 und 35), war bei den Arten der Gattung *Lasiurus* seltener zu finden. Wenn bei diesen Arten zeitliche Annäherungen ähnlich intensiver Signale auftraten, waren diese, im Gegensatz zu der Situation bei *Eptesicus fuscus*, in aller Regel mit einer deutlichen Unterscheidbarkeit der Signalcharakteristika verbunden. Leider liegen für diese Arten keine Daten über Störresistenz vor. Ähnliche Dressurversuche, wie sie mit *Eptesicus fuscus* durchgeführt wurden, sind ebenfalls nicht bekannt. Die vorliegenden Resultate geben vorerst Anlass zu der Vermutung, dass *Eptesicus fuscus* wenig anfällig ist auf Störungen durch Signale, die eine zu den eigenen Echoortungsrufen vergleichbare Struktur aufweisen.

6.3 Gattung *Lasiurus*

6.3.1 Gemeinsamkeiten der untersuchten Arten

Die Frequenzlage der Vokalisationen der beiden Arten der Gattung *Lasiurus* sind durch etwas weniger als eine Oktave voneinander getrennt. *Lasiurus cinereus* mit der niedrigeren Ruflage fliegt meist im höheren und strukturärmeren Luftraum. Diese Beobachtung einer negativen Korrelation von Ortungsfrequenz und Fluglage zeigen auch Neuweiler et al. (1984).

Beide untersuchten Arten verhalten sich in Hinsicht auf die unterschiedlichen Rufstrukturen, die im Verlauf des Jagdverhaltens auftreten, vergleichbar etwa zu *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus* und *Tadarida teniotis* (Ahlén, 1981; Weid & Helversen, 1987) oder auch *Tadarida mexicana* (Simmons et al., 1978). In der freien Suchphase werden klare CF-Signale von 10-20 ms Dauer eingesetzt, die gelegentlich Anzeichen von kurzen abfallenden FM-Anteilen am Rufanfang zeigen.

Sowohl bei Annäherung an umgebende Strukturen als auch an Beute werden kontinuierlich kürzere Rufe eingesetzt, die FM-Anteile werden prominenter und überstreichen einen grösseren Frequenzbereich, während gleichzeitig die CF-Teile verschwinden. Im Verlauf des Endanfluges auf ein Objekt werden ausschliesslich kurze, linear frequenzmodulierte Signale sichtbar. Das Rufverhalten deckt sich damit auch mit theoretischen Vorhersagen über das Verhalten unter Einbezug eines optimalen Empfängers als Auswertmechanismus (Simmons & Stein, 1980; vgl. 7.1. Ortungsrufe im Lichte der Signaltheorie).

Eine weitere Parallelität zwischen *Nyctalus noctula* und Arten der Gattung *Lasiurus* scheint die hohe Lautstärke der Vokalisationen zu sein. Rufe von *Nyctalus noctula* können auf eine Distanz von 150-200 m mit einem Bat-detector gehört werden (Ahlén, 1981). Auch von *Lasiurus borealis* und vor allem von *Lasiurus cinereus* konnten teilweise über 50 m qualitativ befriedigende Aufnahmen erstellt werden, was auf eine hohe Intensität der Laute hinweist. Typische bimodale Verteilungen der Rufabstände treten im Suchflug auch bei *Nyctalus noctula* (Ahlén, 1981) oder bei *Pipistrellus kuhli* (Schnitzler et al., 1987) auf. In tieferen Fluglagen und im Verlauf von Annäherungsphasen und Endphasen verschwindet die Bimodalität, die Rufe treten in regelmässig abnehmendem Abstand auf. Die Bimodalität der Rufabstände geht bei den beiden untersuchten Arten meistens mit dem Auftreten von Abfolgen zweier Ruftypen einher (vgl. 7.2. Interpretationen für Plip-Flops).

6.3.2 *Lasiurus borealis*

6.3.2.1 Echoortungsrufe

Die Echoortungsrufe der Suchphase von *Lasiurus borealis* werden von Griffin (1958) mit einer Dauer von 10-15 ms und einem meist grossen Frequenzabfall von 53-38 kHz beschrieben. Die kurzen 1-2 ms dauernden Signale während des Feeding Buzz besitzen laut seinen Angaben einen Frequenzabfall von 55-35 kHz. Die Signaleigenschaften der Rufe die von dieser Art ausgewertet wurden, decken sich mit ersteren Angaben. Messungen von Rufen der Annäherungsphase und der Endphase konnten, wie erwähnt, von dieser Art nicht gemacht werden. In den Angaben über Rufe der Endphase von Griffin sind im Verlauf des Feeding Buzz keine Erniedrigung der Bandbreite nachweisbar! Dies steht in guter Übereinstimmung mit den Resultaten der analysierten Vokalisationen von *Lasiurus cinereus*.

6.3.2.2 Verhalten in Jagdgruppen

Die Zweiteilung der Verhaltensänderung beim Auftreten von Artgenossen bei den Arten der Gattung *Lasiurus* (vgl. 4.5.4. und 4.6.5. Verhaltensspezifische Signaleigenschaften, Verhalten I+II) lässt die Frage auftauchen, ob nicht die beobachteten Verhaltensänderungen fälschlicherweise mit der Hörbarkeit von Artgenossen korreliert werden. Dazu muss festgehalten werden, dass die Änderungen (Verkürzung der Rufe, Erhöhung der Frequenzen und Verringerung der Intensität in Verhalten I, resp. Erhöhung der Intensität in Verhalten II) bei allen Tieren, die in eine Verhaltensgruppe eingeteilt wurden, einheitlich ersichtlich sind.

Zusätzlich verringert Tier #.14 die Variabilität (Variationskoeffizient, CV) der Intensität signifikant, #3.35 tendenziell. Tiere der Verhaltensgruppe I dagegen bleiben in der Variabilität aller Parameter gleich.

Bereits Griffin (1958) beobachtete bei *Lasiurus borealis* während der Jagd plötzliche Änderungen des Ortungsverhaltens, die nicht mit einer direkten Änderung der Umgebungssituation in Verbindung gebracht werden können. Dies wurde auch in einigen eigenen Lautaufnahmen deutlich. Die Änderungen könnten die Konzentration des Tieres auf unterschiedliche Ortungsschwerpunkte widerspiegeln. Die hier vorliegende Änderung der Lautparameter von *Lasiurus borealis* steht aber mit einer (einzigen beobachtbaren!) Änderung in Verbindung, dem Auftauchen von Artgenossen. Da die Daten aus verschiedenen Stichproben grossen Umfangs errechnet wurden, kann eine fälschliche Ablehnung der Nullhypothese mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Die hier zu beobachtenden Verhaltensänderungen müssen deswegen als reale Reaktion auf die Anwesenheit von Artgenossen gewertet werden. Dasselbe gilt für die Beobachtungen bei *Lasiurus cinereus*. Der aus Verhaltensbeobachtungen gewonnene Eindruck individuell unterschiedlicher Aggressivität von *Lasiurus borealis* unterstreicht und interpretiert die Differenzierung in zwei Verhaltensklassen weiter. In diesem Zusammenhang erscheint auch die Beobachtung von Hickey & Fenton (submitted) interessant, dass in Interaktionen, die im Verlauf von gemeinsamen Anflügen auf ein Insekt auftraten, nicht alle Tiere gleich häufig Artgenossen verfolgen, wie sie selber verfolgt werden. Von 5 untersuchten Tieren wiesen 4 vergleichbare Häufigkeiten von Jagen und Gejagtwerden auf. Das fünfte Tier wurde dagegen 19 mal verfolgt, ohne selbst jemals zu verfolgen. Individuelle Unterschiede der Aggressivität einzelner Tiere scheint hier in verschiedener Form zum Ausdruck zu kommen.

Die beiden Arten der Gattung *Lasiurus*, in bedeutend geringerem Mass auch *Eptesicus fuscus*, zeigten im Artdurchschnitt ähnlich gerichtetes Verhalten auf die Präsenz von Artgenossen. Alle drei Arten zeigen dann eine erhöhte Abfallrate der Rufe pro Zeiteinheit. Während *Lasiurus borealis* dies erreicht durch Verkürzung der Rufe bei beibehaltener Bandbreite - die Signale liegen aber insgesamt höherfrequent - , zeigen sowohl *Lasiurus cinereus* als auch *Eptesicus fuscus* bei gleichbleibender Rufdauer eine Steigerung der Bandbreite, wenn ein Artgenosse in hörbarer Umgebung jagt. Die hier gefundenen Resultate für beide Fledermausarten lassen sich mit theoretischen Voraussagen insofern diskutieren, als ein optimaler Empfänger eine hohe Bandbreite des Signales verlangt, um eine exakte zeitliche Auswertung zu ermöglichen. Obschon die Änderungen der Bandbreiten gering ausfallen, kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Rufe im Gruppenflug im Mittel möglicherweise besser geeignet sind für eine exakte Struktur- und Distanzauflösung. Die Notwendigkeit dafür scheint allerdings in der Situation nicht augenfällig, da aus der gleichbleibenden PD auch nicht auf eine geringere Ortungsreichweite zu schliessen ist. Simmons et al. (1976) weisen ausserdem bei *Eptesicus fuscus* in zunehmendem Rauschen das Auftreten verlängerter Rufe mit CF-Anteil nach. Eine Interpretation der Änderung im Sinne einer Signalmarkierung zur Verhinderung von Störungen scheint hier mindestens ebenso plausibel, wie die versuchte Erklärung durch die Signaltheorie. Der qualitative Schluss, dass die beobachtete Verhaltenssituation für die Tiere eine Änderung in den Störbedingungen ihrer Echoortung darstellt, ist jedenfalls nicht abwegig. Schliesslich

sei noch festgehalten, dass die beobachteten Signaländerungen auch eine kommunikative Funktion im Zusammenhang mit der Annäherung an andere (bekannte) Artgenossen haben können.

6.3.2.3 Einfluss der Jagdplätze

Die in unterschiedlichen Jagdplätzen auftretenden Differenzen der Signalcharakteristik betreffen die zeitlichen wie die spektralen Anteile der Rufe. In kleineren Jagdgebieten sind die Laute kürzer und die Pausendauern geringer. Im generellen Jagdablauf auftretende Folgen sich zeitlich ändernder Signalcharakteristika können als Spiegel der räumlichen Entfernung betrachtet werden, auf die sich das Tier konzentriert (Novick, 1977). Kurze schnell abfolgende Rufe weisen auf eine akustische Fokussierung auf den Nahbereich hin und werden auch in grösserer Nähe zu festen Strukturen (Untergrund, Vegetation, Zielinsekt) eingesetzt, während bei Fernortung (und grossem Abstand zu festen Objekten) lange Rufe mit grossen Pausen dazwischen verwendet werden (Griffin, 1958; Novick, 1977). In diesem Sinne erklärt sich die Beobachtung unterschiedlicher Signalparameter sowohl bei *Lasiurus borealis* als auch bei *Lasiurus cinereus* auf den unterschiedlichen Plätzen durch deren räumlichen Struktur. Die Kritik, es könnten hier individuelle Unterschiede der untersuchten Tier vorliegen, kann nicht entkräftet werden, da kein Gegenteil eines Tieres auf einem anderen Jagdplatz erfolgen konnte. Die Tiere blieben, soweit beobachtbar, einem Jagdplatz treu. Entsprechende Einwände erscheinen aber angesichts der beobachteten intraindividuellen Flexibilität eher zweifelhaft. Ausserdem liegen auch bei dieser Einteilung statistisch jeweils mehrere Stichprobengruppen (jeweils mindestens 2 Tiere) zugrunde, die sich nicht gegenseitig unterschieden. Die Wahrscheinlichkeit für eine fälschliche statistische Unterscheidung der Verhalten in Abhängigkeit der Platzgrösse wird damit wiederum klein (vgl. 5.7. Statistische Auswertung).

6.3.3 *Lasiurus cinereus*

6.3.3.1 Echoortungsrufe

Die Echoortungsrufe von *Lasiurus cinereus* scheinen geographische Unterschiede zu zeigen. Fullard (1984) beschreibt für *Lasiurus cinereus semotus*, eine Unterart die endemisch auf Hawaii vorkommt, FM-Laute im Frequenzbereich von 37.2-25.4 kHz mit einer Frequenz maximaler Energie (FEM) von 27.9 kHz. Vergleichbar weisen Thomas et al. (1987) darauf hin, dass diese Art in Arizona in den Echoortungsrufen eine tiefste Frequenz von 26.0 kHz zeigt. Barclay (1986) beschreibt die Ortungslaute von *Lasiurus cinereus* dagegen als so niederfrequent (16.9 kHz), dass die meisten Rufe im menschlichen Hörbereich lagen. Im Gegensatz dazu stehen die eigenen Beobachtungen von nur gelegentlich hörbaren Echoortungsrufe dieser Art. Die Aufnahmen von Barclay entstanden über einem Sumpfgebiet (Delta marsh, Manitoba), der Autor gibt allerdings auch an, dass die Tiere entlang von Waldrändern in Höhen von über 5 m jagten. Insofern scheint die Verhaltenssituation vergleichbar zu sein. Ein Vergleich seiner Angaben für die Lautabstände zeigt aber einen Wert von über 300 ms im Gegensatz zu den ca. 220 ms in den eigenen Aufnahmen. Ausserdem sind die Ortungslaute in meinen Aufnahmen gering kürzer. Dies weist auf eine deutlich grössere Ortungsreichweite der Tiere in Delta Marsh

hin. Da ein generelles Suchen von irgendwelchen Echoes auf weitere Distanzen bessere Resultate mit niederfrequenten, langen Signalen zeigt (Simmons & Stein, 1980) kann vermutet werden, dass hier ein Effekt der Jagdsituation in der Variabilität mitspielt.

6.3.3.2 Reaktionen auf Artgenossen

Belwood & Fullard (1984) beschreiben bei *Lasiurus cinereus semotus*, territoriales Vertreiben von Artgenossen aus Jagdgebieten. Die Autoren unterteilen das Verhalten bei Begegnungen in vier Stufen, die in etwa auch bei *Lasiurus cinereus* zu beobachten sind. Wenn zwei Tiere weit auseinander fliegen (d.h. die Rufintensitäten (ABSI) sind stark unterschiedlich, vgl. Beginn der Sequenz in Abbildung 50B bis ca. $t=2,0$ sec), ist häufig kein Unterschied zwischen den Rufparametern der beiden Tieren erkennbar (I). Es zeigt sich dann meist auch kein Unterschied im Verhalten des einen Tieres relativ zum Einzelflug desselben Tieres. Beide Tiere können unterschiedliche Zeitspannen ohne Interaktionen jagen. Bei geringer Flugentfernung (d.h. ABSI beider Tiere sind ähnlich), können gelegentlich soziale Interaktionen beobachtet werden, die im zeitlichen Ablauf mit IAB's von *Euderma maculatum* vergleichbar sind. Es tritt eine Erhöhung der PRR, sowie eine Änderung der zeitlichen und spektralen Komponenten der Rufe auf (II). Schlussendlich sind kurze Verfolgungen zwischen zwei Tieren beobachtbar (III), wobei in der aggressivsten Stufe noch heftige Vokalisationen hörbar werden (IV). Ein Beispiel einer moderaten Interaktion dieser Art, in deren Verlauf allerdings keine hörbaren Vokalisationen auftraten, ist in Abbildung 50B dargestellt. Der in Abbildung 51D dargestellte spezielle Ruf wurde auch im Verlauf einer solchen Interaktion aufgenommen, lag aber im Ultraschallbereich (vgl. 7.3. Besondere Vokalisationen). Barclay (1985) deutet an, dass dieses Verteidigen eines Jagdterritoriums vor allem bei geringerem Insektenangebot oder ungünstigen Windverhältnissen vermehrt beobachtet werden konnte, wobei auch andersartige Fledermäuse vertrieben wurden. Die Tiere scheinen während der Verfolgung keine normalen Echoortungsrufe mehr auszusenden, sondern nur noch im niederfrequenten Bereich zu rufen. Für eine Verfolgungssequenz von *Lasiurus cinereus semotus* beschreiben Belwood & Fullard (1984) den Frequenzverlauf der Echoortungsrufe. FEM der Vokalisation eines Verfolgers senkte sich im Verlauf der Interaktion kontinuierlich von 27.8 kHz auf 14.8 kHz. Solch drastische Änderungen der Frequenzlagen konnten hier bei *Lasiurus cinereus* nicht gefunden werden.

In den beobachteten Interaktionen sind die erhöhten Rufraten in zweifacher Hinsicht zu interpretieren. Die kürzeren und spektral breiteren Rufe vermögen eine bessere Struktur- und Distanzauflösung der Echoortung bei Annäherung an Artgenossen oder Vegetation zu geben (Simmons & Stein, 1980), während gleichzeitig der Buzz-artige Anstieg der Pulsrepetitionsrate eine kommunikative Funktion für den Eindringling beinhaltet. In aller Regel verschwindet das zweite Tier nach sehr kurzen Interaktionen, während das erste Tier nach der kurzen Verfolgung zurückkehrt und weiter jagt. Ähnliches Verhalten wurde auch bei *Eptesicus nilsoni* beobachtet (Rydell, 1986). Diese Interaktionen sind ein weiteres Beispiel für den fließenden Übergang zwischen der Lautfunktion zur Orientierung und/oder Kommunikation.

Die differenzierte Reaktionsweise der Art macht deutlich, dass spezifische Änderungen des Echoortungsverhaltens nicht generell bei Präsenz eines anderen Tieres im Jagdareal, sondern in Abhängigkeit von der Entfernung des Artgenossen auftreten. In den weitaus häufigsten Situationen, in denen beide, oder sogar drei Tiere friedlich nebeneinander jagten, traten die in den Resultaten aufgeführten Änderungen der Echoortungsrufe von Einzelflug zu Gruppenflug auf (vgl. auch *Lasiurus borealis*, Verhalten in Jagdgruppen). Diese Sequenzen sind sowohl in der Charakteristik der Laute, als auch des einbindenden Verhaltens deutlich von der oben beschriebenen Situation zu unterscheiden. Im Verlauf der Annäherungen, die ohne aggressive Interaktion verliefen, zeigten verschiedene Individuen unterschiedlich konsistente Verhaltensweisen. Tier #53. zeigte beispielsweise bei Gruppenflug immer dieselbe Reaktion, es liess den CF-Anteil seiner Rufe in der Intensität abfallen, bis nur noch relativ steile FM-Signale übrigblieben. Im Alleinflug zeigt es eine Bevorzugung von viel schmalbandigeren Rufen. Andere Tiere wiederum änderten bei Hörbarkeit von Artgenossen ausser der Intensität der Rufe keinen Parameter im Vergleich zum Einzelflug. Die Beobachtung, dass sich verschiedene Tiere in Präsenz von Artgenossen unterschiedlicher Strategien bedienen (vgl. vgl. 4.5.4. und 4.6.5. Verhaltensspezifische Signaleigenschaften, Verhalten I+II) unterstreicht die Individualität dieser Fledermäuse. Interessanterweise decken sich die beiden separierten Verhalten qualitativ in den beiden Arten der Gattung *Lasiurus*, wobei auch das zahlenmässige Verhältnis zwischen der Anzahl der Tiere, die Verhaltens I resp. II zeigen, in beiden Arten mit 4:2 übereinstimmt.

6.3.3.3 Feeding Buzzes im Vergleich zu *Eptesicus fuscus*

Wie vermerkt konnten leider keine Aufnahmen von Feeding Buzzes von *Lasiurus borealis* ausgewertet werden. Griffin et al. (1960) charakterisieren den generellen Ablauf eines Feeding Buzz durch eine zeitliche Verkürzung sowie eine Verringerung der Intensität der Rufe. Gleichzeitig erfolgt eine Abnahme der Bandbreite der Laute. Während dies bei *Eptesicus fuscus* zu beobachten war, zeigte *Lasiurus cinereus* im Verlauf eines Feeding Buzz keine Verringerung der Bandbreite der Rufe. Auch Barclay (1986) zeigt für *Lasiurus cinereus* auf, dass sogar ein Ansteigen der Bandbreite der Rufe im Anflug auf ein Objekt zu beobachten ist. Cahlander (1967) erwähnt, dass auch *Lasiurus borealis* in der Endphase die Bandbreite seiner Ortungsrufe nicht verringert. Griffin (1958) beschreibt vergleichbare Feeding Buzzes bei dieser Art. Die vorliegenden Resultate für *Lasiurus cinereus* lassen darauf schliessen, dass die Verbreiterung der Bandbreite in Feeding Buzzes eine einheitliche Verhaltenseigenschaft bei Arten der Gattung *Lasiurus* sein könnte.

Eptesicus fuscus verhält sich durch die Verringerung der Bandbreite (DF) der Rufe bei hoher Anforderung an die zeitliche Auflösung entgegen den theoretischen Erwartungen. Dies bedeutet aber nicht, dass die Art bei Annäherung an ein Ziel schlechtere Zeit- und damit Distanzauflösung besitzt als *Lasiurus*. In der Gegenüberstellung der DF von Rufen der Endphase bei *Eptesicus fuscus* (13,9 kHz) mit denjenigen von *Lasiurus cinereus* (11,1 kHz) zeigen sich vergleichbare Absolutwerte. Die Auflösungen dürften damit ähnlich sein. Im Gegensatz zu *Eptesicus*

fuscus verwendet aber *Lasiurus cinereus* im Suchflug deutlich schmalbandigere Signale, wird also mindestens in dieser Phase eine geringere Zeitauflösung besitzen.

Die räumliche Auflösungsunsicherheit dürften sich bei den verwendeten kurzen FM-Rufen in der Endphase der Fanghandlung unterhalb 1 cm bewegen (Simmons & Stein, 1980). Dies fällt bei der sowohl von *Eptesicus fuscus* als auch von Arten der Gattung *Lasiurus* eingesetzten Fangmethode nicht ins Gewicht. Alle drei Arten setzen im Endstadium die Flugmembranen als grossflächige Käscher ein, um das Beuteobjekt zu fangen (Webster, 1965). Die in Rufen der Endphase beobachtete Reduktion der Bandbreite bei *Eptesicus fuscus* dürfte kaum auf eine gewollte Reduktion dieses Parameters zurückzuführen sein. Kalko & Schnitzler (1989) diskutieren die Beobachtung verringerter Bandbreite in Rufen der Endphase bei *Myotis daubentonii* im Zusammenhang mit physiologischen Grenzen, welche die Generierung sehr breitbandiger Laute von hoher Wiederholrate limitieren.

6.3.3.4 Attraktivität von Feeding Buzzes

Feeding Buzzes von Arten der Gattung *Lasiurus* sind in vielen Fällen bedeutend länger als solche von *Eptesicus fuscus*. Jagende Tiere, die einen ausweichenden Falter verfolgen, orton dabei langandauernd mit sehr hoher Pulsrepetitionsrate. Balcombe & Fenton (1988) stellen fest, dass sich einige Verfolgungen über mehr als 5 sec hinzogen (vgl. auch Abbildung 37). Die während der ganzen Zeit geäusserten Rufe der Endphase sind notgedrungen für Artgenossen hörbar, verraten alles über die Situation und haben entsprechend eine attraktive Wirkung. Sowohl *Lasiurus borealis* als auch *Lasiurus cinereus* wurden wiederholt beim gemeinsamen Anflug auf einen Falter beobachtet. Dabei näherten sich die Tiere teilweise gegenseitig bis auf wenige Zentimeter. In solchen Situationen sind auch Verfolgungen unter Äusserungen von gut hörbaren Vokalisationen zu beobachten, die auch Hickey & Fenton (submitted) beschreiben. In allen beobachteten Fällen ging der Gruppenattacke dabei ein misslungener Angriff eines Einzeltieres voraus. Wieweit eine generell niedrige Fangerfolgsrate der Gattung *Lasiurus* besteht, die eine Selektion dieses Folgeverhaltens bewirkte, konnte während der Aufnahmen von mir nicht quantifiziert werden. Hickey & Fenton (submitted) geben für *Lasiurus borealis* an, dass 30-40% aller Anflüge auf Falter mit einem Erfolg enden. Ihre Arbeiten fanden parallel zu meinen Aufnahmen hauptsächlich beim Main Gate statt. Die Situation in Pinery Provincial Park scheint in Bezug auf das auftretende Verhalten keineswegs ein Einzelfall zu sein. Bereits Griffin (1958) berichtet über identische Beobachtungen auf einem beleuchteten Golfplatz, auf dem *Lasiurus borealis* ebenfalls in Gruppen jagten, und häufig mehrere Tiere gleichzeitig denselben Falter zu erbeuten suchten. Ob diese Art des "Piratentums" (Balcombe & Fenton, 1988) generell von *Lasiurus borealis* gezeigt wird oder es sich hier um ein Verhalten handelt, das sich nur an solchen beutereichen Stellen entwickelt und tradiert, kann nicht entschieden werden. Lauschen auf Ortungsrufe anderer Tiere wurde aber auch bei *Myotis lucifugus* (Barclay, 1982) sowie *Myotis lucifugus* und *Lasiurus borealis* (Balcombe & Fenton, 1988) nachgewiesen. Diese Autoren zeigen, dass hauptsächlich die Feeding Buzzes attraktiv sind. Suchrufe von Arten der Gattung *Lasiurus* üben eine geringere Attraktivität auf *Lasiurus borealis* aus. Die eigenen PB-Versuche zeigten identische Resultate.

7 Allgemeine Diskussion

7.1 Ortungsrufe im Lichte der Signaltheorie

Die Theorie des Optimalempfanges bei Fledermäusen geht davon aus, dass durch die Berechnung des Maximums der Kreuzkorrelation zwischen einer neuronalen Kopie des ausgesandten Lautes und dem eintreffenden Echo eine Auswertung der Laufzeit und damit der Distanz eines Reflektors ermöglicht wird (Glaser, 1974). Diese Theorie blieb in der Folge nicht unwidersprochen (Troest & Mohl, 1986; Mohl, 1986; Schmidt, 1988), scheint aber vor allem in Kombination mit einer spektralen Analyse der Signale ein taugliches Modell zu sein, um die theoretischen Fähigkeiten unterschiedlicher Echoortungssignale zu beschreiben (Beuter, 1980; Schmidt, 1988). Zur vergleichenden Betrachtung der hier untersuchten Arten, die nicht Strukturauflösung sondern Objektdetektion zu bewältigen haben, sollen die Berechnungen von Simmons & Stein (1980) herangezogen werden. Unter Einbezug ihrer Ausführungen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

Lange Signale schmaler Bandbreite geben gute Information über die generelle Anwesenheit von Objekten auch unter schlechten Signal/Rausch-Verhältnissen. Das Rauschen kann für diese Betrachtung externer (Wind, multiple Echos) oder interner (Detektion von sehr leisen Echos in der Nähe der Hörschwelle) Natur sein. Simmons et al., (1976) zeigen in Dressurversuchen mit *Eptesicus fuscus* (Distanzdiskriminierung), dass mit ansteigendem externen Rauschpegel die Ortungsrufe der Tiere zunehmend lauter und verlängert werden und ein CF-Anteil in den Signalen sichtbar wird. Übertragen auf Freilandsituationen, in denen ähnliche Sonagrammverläufe zu beobachten sind, heisst dies, dass möglicherweise die Suchphase einer Situation entspricht, in der die Tiere wegen schlechten Signal/Rausch-Verhältnissen versuchen, mehr Energie in ein schmales Frequenzband zu verlagern, um überhaupt ein Echo zu hören. Solche schmalbandigen, langen Signale ergeben aber schlechtere Information über die Entfernung des Objektes. Bei extremer Konstanz der Frequenz können Unsicherheiten über die genaue Entfernung des Objektes im Bereich von 1 m entstehen. Dies ist allerdings in einer generellen Suchphase, in der Objekte auf weitere Distanzen gesucht werden, von untergeordneter Bedeutung.

Breitbandige Echoortungsrufe sind besser geeignet, um eine hohe Strukturauflösung eines Zielobjektes zu erhalten. Zusätzlich ist mit kurzen steilen FM-Signalen die exakte Bestimmung der Laufzeit eines Signales besser gewährleistet als mit einem flachen CF-Ruf. Signale mit grosser Bandbreite erlauben im Idealfall Distanzauflösungen im Zentimeterbereich (Simmons et al., 1975) und das Erkennen von Phantomstrukturtiefen die unter 1 mm liegen (Schmidt, 1988). Arten, die im Labor unter räumlich beschränkteren Bedingungen als im Freiland beobachtet werden, zeigen in aller Regel breitbandige und kurze Laute, die gute Distanz- und Strukturauflösung erwarten lassen (z.B. Habersetzer & Vogler, 1983; Vogler & Neuweiler, 1983). Auch im Freiland sind die Rufe kürzer, breitbandiger und weisen eine höhere Pulsrepetitionsrate auf, wenn Beuteobjekte oder Hindernisse nahe sind (Miller & Degn, 1981; Zbinden, 1987; Schnitzler et al., 1987). Im freien Jagdflug entfernt von festen Strukturen orten einige der typischen FM-Fledermäuse dagegen mit konstantfrequenten Lauten. Dies wurde beispielsweise für *Myctalus noctula* und *Pipistrellus pipistrellus* (Pye, 1978), *Rhinopoma hardwicki* (Habersetzer, 1981), *Plecotus phyllotis* (Simmons & O'Farrell, 1977) und für *Tadarida brasiliensis* sowie für *Tadarida macrotis* (Simmons et al., 1978) beschrieben.

Vogler & Neuweiler (1983) zeigen für *Rhinolophus ferrumequinum*, dass der erste FM-Sweep in den FM/CF/FM-Ortungsrufen, vor allem nach der kurzen stillen Phase während einer Fanghandlung, vermehrt auftritt. Ihre Interpretation geht dahin, dass in der Pause, während der das Tier den Kopf gegen den Flügel dreht, um ein darin gefangenes Insekt herauszufischen, über die oft verdrehten Lageänderungen keine Information durch die Ortung verfügbar sind. Um klare Strukturauflösungen im Sinne einer Reorientierung nach dieser Phase zu erhalten, setzt das Tier vermehrt FM-Anteile in seinen Rufe ein. Analog erwähnen Neuweiler et al. (1987) für *Rhinolophus rouxi*, dass die FM-Sweeps zu Beginn der CF-Laute vor allem beim Ausflug aus der Höhle erkennbar sind. Hier wären sie im Sinne eines Ausweichverhaltens auch geeignet für das Umfliegen und Vermeiden von Hindernissen. Eine willentliche Anpassung an diese Funktion ist naheliegend, d.h. *Rhinolophus rouxi* fügt je nach "Interesse" einen FM-Aufwärtssweep vor den CF-Teil an. Die Verhalten von *Lasiurus cinereus* und *Eptesicus fuscus* nach einem Feeding Buzz decken sich mit den zitierten Beobachtungen. Besonders deutlich sind bei *Lasiurus cinereus* die ersten Rufe nach einem FB nicht identisch mit den üblichen Suchrufen, sie gleichen eher den Rufen der Annäherungsphase, sind damit gut geeignet für Strukturerkennung oder in der betrachteten Situation für eine exakte Distanzauflösung. Abbildung 47 lässt dies gut erkennen. In 47A genügt anscheinend ein einziger Ruf für die Reorientierung, die letzte in der Darstellung ersichtliche Vokalisation entspricht bereits wieder einem typischen Suchruf. In der Regel wurde nach maximal 10 Rufen wieder mit normalen Suchrufen geortet. Die Resultate beider Arten unterstützen die Beobachtungen von Vogler & Neuweiler (1983). *Eptesicus fuscus* zeigte auch in den Rufen der Suchphase immer einen deutlichen Anteil der FM-Komponente. Entsprechend sind die ersten Rufe nach einem Feeding Buzz nicht so klar von normalen Suchrufen zu unterscheiden, da voraussichtlich bereits diese gute Struktur- und Distanzauflösung ermöglichen. Die bei *Eptesicus fuscus* in einigen Sequenzen nach einem Feeding Buzz beobachteten "Plip-Plops" (Abbildung 28G+H) können in diesem Zusammenhang als Ortung in verschiedene Richtungen interpretiert werden (vgl. 7.2. Interpretationen für Plip-Plops).

Tiefe Frequenzen der Ortungslaute ermöglichen zwar eine weitreichende (Lawrence & Simmons, 1982), kaum aber eine Ortung von sehr kleinen Objekten, da relativ zur Wellenlänge sehr kleine Objekte ($< 1/10$ der Signalwellenlänge, für 10 kHz < 3.4 mm) Echos sehr geringer Intensität erzeugen (Pye, 1980). Dies reduziert das "verfügbare" Nahrungsangebot für gewisse Fledermausarten. Entsprechend sind die Suchlaute von *Euderma maculatum* und *Lasiurus cinereus*, bedingt durch die niedrige Frequenzlage und die CF-Struktur, gut geeignet, um auf weite Entfernungen die Anwesenheit mittelgrosser Objekte festzustellen. Durch die Charakteristika der Echoortung und im Zusammenhang mit den Restriktionen der Flugmanövrierfähigkeit durch die Flügelmorphologie, beschränkt sich das Angebot erreichbarer Insekten für *Lasiurus cinereus* auf grössere Tiere wie Lepidoptera oder Coleoptera, die einige Meter von der Fledermaus entfernt sind (Barclay, 1986). Dies deckt sich mit Angaben von Black (1974). Auch Ross (1961) teilt die von *Lasiurus cinereus* erbeuteten Nachtfalter in einen Grössenbereich von 6-30 mm (Mittel 20 mm) ein, was deutlich über der erläuterten theoretischen Auflösungsgrenze liegt. Ein Vorteil der niederfrequenten Signale beider Arten liegt in der schlechten Hörempfindlichkeit von Nachtfaltern für die tiefen Frequenzen (Ful-

lard et al., 1983). Die angreifenden Fledermäuse werden für die Insekten erst auf sehr kurze Entfernung hörbar, was die verbleibende Zeit für Ausweichmanöver fatal verkürzen kann.

CF-Rufe sind erst ab einer Dauer von 10 ms und mehr geeignet, um durch die Analyse der Echofrequenzen auswertbare Information über Geschwindigkeiten zu vermitteln (Simmons et al., 1979b) und damit auch durchschnittliche Flügelschlaggeschwindigkeiten von Insekten, eventuell über mehrere Schlagzyklen, als akustische "Glints" zu codieren (Schnitzler et al., 1983). Laute von deutlich grösserer Länge sind sowohl bei *Lasiurus borealis* (bis 15 ms) als auch *Lasiurus cinereus* (bis 20 ms) zu finden. Durch Beschallung eines flatternden Insektes mit einem Reinton von 80 kHz fanden Schnitzler et al. (1983) in den Echos Frequenzbandverbreiterung im Bereich von 1-3 kHz. Fledermausarten, die mit starren CF-Ortungslauten vokalisieren (*Rhinolophiden*, *Hipposideriden*), weisen unterschiedlich ausgeprägte Spezialisierungen der Hörverarbeitung auf (Neuweiler, 1970), die eine Detektion dieser "Glints" perfektionieren (Von der Emde & Menne, 1989; Von der Emde & Schnitzler, 1986). Auch bei Arten, die häufig, aber fakultativ CF-Signale einsetzen, kann sich ein speziell empfindlicher Hörbereich und der Bereich des Echos des CF-Signales in identischen Frequenzbereichen befinden (Neuweiler et al., 1984), wobei die Ausprägung der Spezialisierung mit der Länge der verwendeten CF-Laute verknüpft scheint. Vergleichbare Spezialisierungen sind beispielsweise bei *Eptesicus fuscus* oder Arten der Gattung *Myotis* nicht nachweisbar. Für Arten der Gattung *Lasiurus* liegen leider keine Audiogramme vor. Ein Vergleich von Arten der Gattung *Lasiurus* mit *Rhinopoma hardwickei* wäre hier höchst interessant, da diese Arten Parallelitäten im Verhalten zeigen und ausserdem *Rhinopoma hardwickei* eine erkennbare erniedrigte Hörschwelle im Bereich der eingesetzten CF-Signale zeigt.

Rechnet man die erwähnten 1-3 kHz um auf die hier interessierenden Frequenzen der CF-Rufanteile oder CF-Signale, die im freien Jagdflug bei einigen Vespertilioniden zu finden sind (vgl. *Eptesicus fuscus* und Arten der Gattung *Lasiurus*), so ergeben sich spektrale Verbreiterungen beispielsweise einer 30 kHz Frequenz von etwa 0,3-1,2 kHz. Diese Werte sollten auch im Auflösungsbereich der nicht spezialisierten Hörsysteme der Vespertilioniden liegen. Ein Nachweis der Nutzung dieses Effektes durch FM-Fledermäuse steht aber bisher aus. Die Verwendung von deutlichen CF-Anteilen in den Ortungslauten "fakultativer CF-Fledermäuse" dienen wohl eher dazu, das Signal/Rausch-Verhältniss im Echo zu erhöhen, indem die Tiere maximale Energie auf einem kleinen Frequenzband unterbringen, um damit die Wahrscheinlichkeit für die Erkennung eines Dichtezieles zu erhöhen (grosse oder viele Insekten, Habitatstrukturen; im Gegensatz zum Diskretziel, kleine Objekte; Glaser, 1974).

Dass eine Detektion von Flügelschlägen prinzipiell auch mit FM-Signalen möglich ist, zeigen ausserdem Verhaltensversuche an *Pipistrellus stenopterus* (Sum & Menne, 1988). Auch hier steht zur Diskussion, ob die Tiere diese Fähigkeit im Freilandverhalten auch nutzen.

In Abbildung 61 wird der Versuch unternommen, einige der ausgeführten Punkte graphisch als Funktion von Lautdauer, Lage der Hauptenergie und Bandbreite des Gesamtsignales darzustellen. Eigentlich müssten in die Darstellung noch zwei weitere Dimensionen eingeführt werden, harmonische Struktur und Verlauf der Fre-

quenz über die Zeit. Vor allem multiharmonische Signale mit linearer Phasenmodulation (=hyperbolischer Frequenzmodulation) ermöglichen nach Theorie eine Distanzabschätzung unabhängig von Relativgeschwindigkeiten von Sender und Reflektor, sie sind dopplertolerant. Linear frequenzmodulierte Signale ergeben hingegen bei hohen Relativgeschwindigkeiten mehrdeutige Information über die Lage eines Objektes.

Die vier untersuchten Arten umfassen sowohl Tiere, die durch die Frequenzlage der Echoortungsrufe eine Alarmierung der Beutetiere hinauszögern können ("insect hearing avoidance", *Euderma maculatum*, in geringerem Masse auch *Lasiurus cinereus*), wie "long range target detection"-Spezialisten (*Lasiurus cinereus*, geringer auch *Lasiurus borealis*, minimal *Eptesicus fuscus*) als auch "average FM-bats" (vor allem *Eptesicus fuscus*, partiell auch *Lasiurus borealis*). Die Lage der Arten ist in der Graphik eingezeichnet.

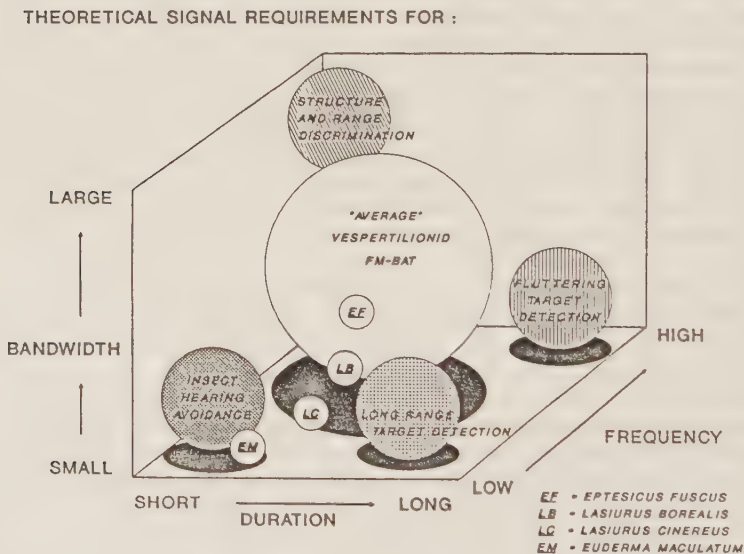


ABBILDUNG 61: Zusammenstellung theoretischer Anforderungen an Signale für spezielle Ortungsleistungen. Die Darstellung ist auf drei Dimensionen reduziert [Dauer (DURATION), Gesamtbandbreite (BANDWIDTH) und Frequenzlage des Signales (FREQUENCY)], zwei weitere beeinflussende Dimensionen (Verlauf der Frequenz über die Zeit und harmonischer Aufbau) wurden vernachlässigt. Die Lage der vier untersuchten Arten ist eingetragen. EM = *Euderma maculatum*, EF = *Eptesicus fuscus*, LB = *Lasiurus borealis*, LC = *Lasiurus cinereus*.

7.2 Interpretationen für Plip-Plops

In Abfolgen unterschiedlicher Ruftypen (Plip-Plops, vgl. Abbildungen 39 und 48) bei *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* wechseln Rufe hoher Intensität und niedriger Frequenzlage mit Rufen niedriger Intensität und hoher Frequenzlage ab. Intensität und Frequenzlage sind hier negativ miteinander korreliert. Die beobachteten Frequenzdifferenzen können dementsprechend keine Folge der Intensitätsdifferenzen sein. Die Beobachtung machen hier nochmals deutlich, dass bei den Aufnahmen die oberen Frequenzen als Folge der atmosphärischen Abschwächung nicht relevant beschnitten wurden, da die leiseren Signale höhere Frequenzanteile aufweisen als die lautereren.

Watson (1970) erwähnt Plip-Plop Muster bei *Nyctalus noctula* und *Nyctalus leisleri*. Dabei wechseln Rufe niedriger Frequenzlage, die ausschliesslich in grosser Flughöhe auftreten, mit Lauten höherer Frequenz, die einen deutlichen Frequenzsweep am Anfang aufweisen und normalerweise isoliert beim Flug in tieferen Lagen auftreten (Ahlén, 1981), in regelmässiges Muster ab. Dieses Verhalten scheint sich bei *Nyctalus noctula* auf den Jagdflug in grösserer Höhe (10-20m) zu beschränken (Ahlén, 1981; Miller & Degn, 1981), eine Beobachtung, die auch auf Arten der Gattung *Lasiurus* zutrifft. Wie bei *Nyctalus noctula* sind auch bei *Lasiurus cinereus* die höherfrequenten Rufe mit einem kurzen, steilen FM-Abfall am Anfang versehen, die niedrigeren Rufe sind deutlich frequenzflacher (vgl. Abbildung 48A-E, sowie Tabelle 5). Bei hochfrequenten Rufen sind meistens keine harmonischen Obertöne erkennbar, bei *Lasiurus cinereus* sind sie ausserdem meist kürzer als die niederfrequenten Signale. Ahlén (1981) beschreibt vergleichbares Verhalten bei *Barbastella barbastellus*, wobei die beiden Ruftypen hier nicht immer im Verhältnis 1:1 sondern auch im Muster 2:1 folgen können. Dieselbe Beobachtung wurde auch bei Arten der Gattung *Lasiurus* gemacht (vgl. Abbildung 39C *Lasiurus borealis* und Abbildung 48H *Lasiurus cinereus*). Weid & Helversen (1987) beschreiben auch für zwei Arten der Gattung *Pipistrellus* vergleichbares Ortungsverhalten. Pye (1973) beschreibt ein ähnliches Verhalten von *Saccopteryx bilineata* und schlägt als naheliegendste Erklärung eine Ortung in Vorausrichtung mit den niedrigeren und in Abwärtsrichtung mit den höheren Rufen vor. Für *Saccopteryx bilineata* würden damit sowohl die nicht dopplerverschobenen Bodenechos, als auch die dopplerverschobenen Echos aus der Vorausrichtung im gleichen Hörbereich eintreffen. Der zweite Teil dieser Hypothese scheint allerdings durch die Hörkurve der Art nicht gestützt zu werden. Ausserdem fand Barclay (1983) bei einer unidentifizierten Emballonuridenart auch ein Abfolgemuster von drei Rufen ansteigender Frequenzlagen, wofür die Hypothese von Pye keine Erklärung liefern kann. Für Arten der Gattung *Lasiurus* liegen keine Audiogramme vor. Falls eine zu *Eptesicus fuscus* vergleichbare Charakteristik der Hörempfindlichkeit (Dalland, 1965) angenommen wird, würden beide Ruftypen in vergleichbar empfindliche Hörbereiche fallen. Eine Diskussion in Bezug auf Dopplerkompensation erscheint insofern müssig. Trotzdem ist aber die Erklärung von Pye (1973) bezüglich der Annahme verschiedener Ortungsrichtungen interessant. Die Rufe treten in grossen Höhen auf, in denen die Tiere möglicherweise den akustischen Bodenkontakt verloren haben (vgl. 5.4. Schallpropagation und Ortungsreichweite). Nimmt man höhere Ortungslautstärken und/oder Hörempfindlichkeiten an, als im Abschnitt über Schallpropagation und Ortungsreichweite aufgeführt, können die bei Arten der Gattung *Lasiurus* auftretenden "Plip-Plops" als Möglichkeit angesehen werden, Bodenkontakt zu behalten. Die niederfrequenten Signale hoher Intensität vermögen

evtl., nach unten gerichtet, den Kontakt noch herzustellen, während die höherfrequenten ein Orten in Vorausrichtung mit höherer Strukturauflösung wären. Eine Ortung in verschiedene Richtungen mit unterschiedlichen Signalen kann aber ebenso plausibel sein, wie eine Ortung in zwei unterschiedliche Entfernungen. Interessant erscheint ausserdem, dass die Plip-Plop-Muster häufig mit einer bimodalen Verteilung der Rufabstände auftreten. Dies könnte als weiterer Hinweis auf unterschiedlich grosse Erwartungsfenster für ein eintreffendes Echo, und damit auf unterschiedliche Ortungsreichweiten gewertet werden. Eine solche Analyse setzt aber eine sehr hypothetische Zweigleisigkeit der Ortung voraus, da zwei unterschiedliche Signale als Echo zu erwarten und entsprechend auch mit zwei Korrelaten zu vergleichen sind. Ohne Kenntnis des genauen Bewegungsverhaltens der Tiere während jedem Puls bleibt hier eine entsprechende Interpretation sehr spekulativ.

Theoretisch muss auch, unabhängig vom Verhalten, die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass Arten, die mit einem CF-Laut orten, die Gefahr verringern wollen, ein Objekt zu verpassen, weil seine Reflektionseigenschaften in der spektralen Lage der Vokalisationen ungenügend sind. Durch Verwendung unterschiedlicher Frequenzen kann diese Gefahr verringert werden (Simmons & Stein, 1980). Die Tiere erhöhen durch die Verwendung unterschiedlicher Frequenzbänder die Gesamtbandbreite der Signale und könnten unterschiedliche Autokorrelationsfunktionen auswerten. Die mit den Rufcharakteristika verknüpften Rufabstände sind damit aber nicht erklärbar. Barclay (1983) schliesst für *Saccopterix bilineata* auch eine kommunikative Rolle der Rufolgen nicht aus. Eine entsprechende Interpretation scheint für Arten der Gattung *Lasiurus* nicht wahrscheinlich, da Plip-Plops auch auftreten, wenn in weitem Bereich keine anderen Fledermäuse hörbar sind. Die bei den untersuchten Arten deutlich mit hohen Fluglagen in Verbindung stehenden Rufabfolgen legen eine Funktion in der Navigation oder Orientierung näher.

Zingg beschreibt für *Nyctalus leisleri* und *Pipistrellus savii* eine bimodale Verteilung der zeitlichen Rufabstände, macht aber keine Angaben über die Frequenzstruktur der zugehörigen Laute. Die längeren Zeiten sind etwa 1,5 mal so lang wie die kurzen Abstände. In den eigenen Resultaten der Plip-Plops waren die Rufpausen ebenfalls bimodal verteilt. Das in *Lasiurus borealis* gefundene Verhältnis der Pausendauern beträgt etwa 1,8 das bei *Lasiurus cinereus* gefundene variiert zwischen 1,2 und 1,8. Zingg diskutiert seine gefundenen Verhältnisse im Zusammenhang mit der Flügelschlagrate. Falls die Tiere abwechselungsweise bei jedem zweiten oder jedem dritten Flügelschlag einen Ortungsruf aussenden, lässt sich die Entstehung der zeitlichen Folgen erklären. Eine funktionelle Begründung ist damit nicht gegeben. Die für Arten der Gattung *Lasiurus* gefundenen Daten unterstützen obige Hypothese nur bedingt. Daten über die Flügelschlagraten und deren Variabilität müssten erhoben werden, um die Rufmuster in diesem Zusammenhang genauer diskutieren zu können.

Im Unterschied zu Sequenzen von Arten der Gattung *Lasiurus* ist in Ortungssequenzen von *Eptesicus fuscus*, in denen Plip-Plop Abfolgen auftreten, vor allem die höchste Frequenz der Rufe positiv mit der Intensität korreliert. Laute, hochfrequent, und meist auch lange Rufe wechseln dabei mit bedeutend leiseren, niederfrequenten ab. Barclay (1986) beschreibt ein Verhalten ähnlicher Art bei *Lasionycteris noctivagans*. Dabei sind zwischen aufeinanderfolgenden Rufen nur In-

tensitätsunterschiede zu finden. Der Autor interpretiert sie als Resultat einer Kopfbewegung zwecks wechselnder Ortung in unterschiedliche Richtungen. Dies könnte sich mit dem Verhalten decken, das bei *Eptesicus fuscus* beobachtet werden kann. Eine Abwendung des Kopfes vom Mikrophon ergibt für laterale Aufnahmepositionen starke Intensitätseffekte. Die Plip-Plops traten bei *Eptesicus fuscus* meist kurz nach einem Feeding Buzz auf, könnten also diesbezüglich als Versuch gewertet werden, sich nach einer akrobatischen Fanghandlung im Raum zu reorientieren. Gegen diese links-rechts Theorie sprechen vielleicht die mittleren Rufabstände von 190 resp. 146 ms. Die Tiere müssten in den beiden betrachteten Aufnahmen den Kopf mit 5 resp. 7 Hz hin und her bewegen, um den Effekt zu erzielen! Kopfbewegungen entzogen sich der Beobachtungsmöglichkeit. Da die Flügelbewegung, Atmung und Lautproduktion miteinander korrelieren, könnte eine mögliche Erklärung für das Phänomen auch in einer Interaktion der Flügelstellung mit dem ausgesandten Signal liegen.

7.3 Besondere Vokalisationen

Im Verlauf eines Feeding Buzz von *Eptesicus fuscus* wurde einmalig ein spezieller Ruf gefunden, der sich von den üblichen Ortrufen dieser Art unterscheidet (vgl. Abbildung 31). Rufe mit ähnlichem U-Verlauf des Sonagrammes können gelegentlich auch bei *Pipistrellus pipistrellus* (Ahlén, 1981) beobachtet werden. Für viele Vespertilionidae sind Kommunikationslaute mit U- oder V-Form der Sonagramme bekannt, die, häufig in einer längeren Sequenz aneinandergereiht, vor dem Einflug ins Tagesschlafquartier geäußert werden (*Eptesicus serotinus*, *Nyctalus noctula*: Ahlén, 1981; Miller & Degn, 1981). Die vorliegende Beobachtung bei *Eptesicus fuscus* war ein Einzellaut, der ausserdem weder in der Nähe des Schlafplatzes, noch in unmittelbarer Umgebung eines Artgenossen auftrat. Die Interpretation als "Ausrutscher" während der Verfolgung eines Beuteobjektes scheint deshalb näherliegend.

Die beiden sehr niederfrequenten Laute, die im Verlauf von Begegnungen zwischen zwei *Euderma maculatum* auftraten (Abbildung 19A+B), erwecken im Zusammenhang mit dem Verhalten, in dem sie aufgenommen wurden, eher den Eindruck von Soziallauten. Für *Euderma maculatum* sind vergleichbare Vokalisationen bisher nicht beschrieben worden. Sie könnten im Zusammenhang mit dem Interaktionsverhalten als Angstrufe (agonistic calls) interpretiert werden.

Belwood & Fullard (1984) erwähnen bei Verfolgungen zwischen *Lasiurus cinereus semotus* das Vorkommen von hörbaren agonistic calls. Die Frequenz höchster Energie (FEM) dieser Sozialrufe liegt bei 9.8 kHz, die Frequenz sinkt im Verlauf des Signales von 11.1 kHz auf 8.2 kHz ab. Vergleichbare Rufe konnten auch bei *Lasiurus cinereus* gelegentlich gehört werden. Für eine qualitative Analyse ausreichende Signale konnten aber nicht aufgenommen werden. Der Einzelruf von *Lasiurus cinereus*, der ebenfalls im Verlauf einer Begegnung geäußert wurde (Abbildung 51D), hatte eine Dauer von 2.2 ms und erstreckte sich von 44.6 - 22.9 kHz mit einer FEM von 30.8 kHz, lag also ausserhalb des menschlichen Hörbereiches. Der vorliegende Ruf scheint im Verhaltenskontext eher in die Funktionsklasse der "Honks" zu passen, die für *Noctilio leporinus* (Suthers, 1965), *Myotis volans* (Fenton & Bell, 1979) und andere Arten (Fenton & Bell, 1981) beschrieben worden sind. Diese Rufe unterscheiden sich allerdings in der Struktur deutlich von dem

bei *Lasiurus cinereus* gefundenen Signaltyp. Einige bei *Eptesicus fuscus* im Verlauf von Suchphasen gefundene Signale (vgl. Abbildung 32A) weisen eher Ähnlichkeiten, aber nicht die Ausprägung der beschriebenen "Honks" auf. Sie treten aber nicht in einem einheitlichen Verhaltenszusammenhang auf.

7.4 Vergleich der vier Arten

Unter sich lassen sich die vier Arten in der Reihenfolge *Euderma maculatum*, *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus borealis*, *Lasiurus cinereus* nach aufsteigender Gesamtvariabilität der Rufe im Einzelflug einordnen. Errechnet man in jeder Art einen Durchschnitt der gemittelten Variationskoeffizienten (CV) aller Parameter in Einzelflug und Gruppenflug vereint, so ergibt sich die aufsteigende Reihenfolge *Eptesicus fuscus* (19,8%), *Euderma maculatum* (20,5%), *Lasiurus borealis* (25,5%), *Lasiurus cinereus* (28,8%). In dieser Aufstellung haben *Euderma maculatum* und *Eptesicus fuscus* die Rangplätze vertauscht. Dies ist durch die geringe Verhaltensänderung von *Eptesicus fuscus* beim Auftauchen von Artgenossen bedingt. *Euderma maculatum* zeigt in dieser Situation einen deutlichen Anstieg der Variabilität. Der Mittelwert über beide Orientierungssituationen wird deswegen stärker erhöht.

Es erscheint plausibel anzunehmen, dass Arten, deren Ortungsreichweite über den Bereich des Abstandes zum nächsten Nachbarn hinausreicht, eher dazu prädestiniert sind, Anzeichen von einer jamming avoidance response (JAR) aufzuweisen, als Arten, deren Rufe keine Nachbarn stören können. Bildet man einen Störungsindex (interference index) durch das Verhältnis

$$\frac{\text{Ortungsreichweite}}{\text{Interindividualabstand}} = \text{Störungsindex}$$

für die vier untersuchten Arten, so ergibt sich das in Tabelle 12 ersichtliche Bild. Als Ortungsreichweite wurden die in Abschnitt 5.4. (Schallpropagation und Ortungsreichweiten) errechneten Mittelwerte übernommen. Die Schätzwerte für die mittleren Interindividualabstände stammen aus den eigenen Beobachtungen.

TABELLE 12: Berechnung eines Störungsindexes (Ortungsreichweite dividiert durch Interindividualabstand) in Gegenüberstellung zu der Gesamtvariabilität die in der Art gefunden wurde. Die Ortungsreichweiten wurden aus Tabelle 9 übernommen und der Interindividualabstand wurde in Beobachtungen geschätzt. Die Gesamtvariabilität wurde für jede Art durch Bildung des Mittelwertes der Variationskoeffizienten über alle Parameter im Einzel- und Gruppenflug erhalten.

TIERART:	E.macu.	E.fusc.	L.bore.	L.cine.
Ortungsreichweiten [m]:	56,8	21,3	21,3	30,1
Geschätzter Inter-individualabstand [m]:	150,0	10,0	15,0	20,0
Störungsindex	0,4	2,1	1,4	1,5
Gesamtvariabilität [%]:	20,5	19,8	25,5	28,8

Es wird deutlich, dass mit zunehmend über 1 steigendem Wert des Störungsindexes die Gesamtvariabilität der Art zunimmt. *Eptesicus fuscus* zeigt sich allerdings in dieser Beziehung als Querschläger. Abbildung 62 stellt die obigen Zahlenwerte graphisch dar. Die dicke Trendlinie geht dabei von einer Berücksichtigung aller Arten aus, bei der Berechnung der dünnen Linie wurde *Eptesicus fuscus* vernachlässigt.

RELATION OF VARIABILITY TO INTERFERENCE INDEX

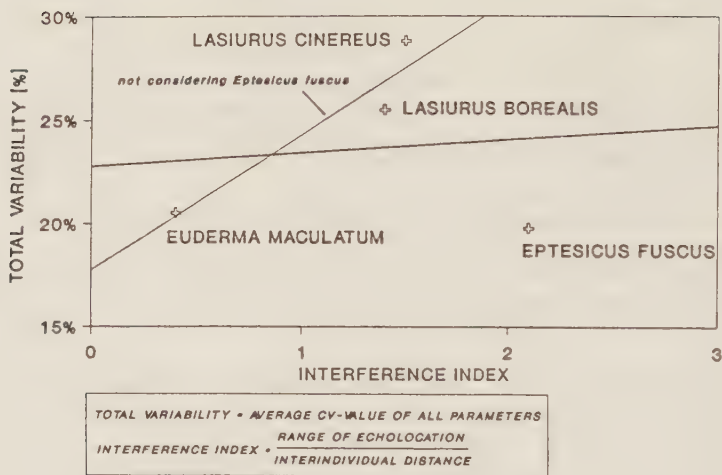


ABBILDUNG 62: Beziehung von Störindex (interference index = Ortungsreichweite dividiert durch geschätzten Interindividualabstand) zu der Gesamtvariabilität (total variability [%]; gemittelt über alle Parameter im Einzelflug sowie Gruppenflug) der vier untersuchten Arten. Mit zunehmendem Störungsindex nimmt die Gesamtvariabilität der Art zu (vgl. auch Text). Die dicke Trendlinie geht vom Einbezug aller Arten aus, bei der Berechnung der dünnen Linie wurde *Eptesicus fuscus* nicht berücksichtigt.

Die Situation lässt sich für *Euderma maculatum* gut interpretieren. Das restriktive Jagdverhalten der Art (extrem grosse Interindividualabstände durch soziale Interaktionen, vgl. 6.1.4. Reaktionen auf Artgenossen und PB von Rufen) macht den Zwang zur Variabilität und zu einer JAR in den meisten Fällen unnötig. Dies spiegelt sich im Einzelflug in der niedrigsten beobachteten Gesamtvariabilität der vier Arten.

Eptesicus fuscus ist im Ortungsverhalten deutlich weniger variabel als Arten der Gattung *Lasiurus*. Ein Vergleich mit *Myotis*-Arten, die eine grosse Uniformität der Rufe zu zeigen scheinen, lässt die Frage auftauchen, ob generell Tiere, die mit steilen FM-Signalen orten, sich weniger variabel erweisen. Die bisher vorliegenden Arbeiten, die sich mit der Variabilität auseinandersetzen (z.B. Barclay, 1983; Habersetzer, 1981; Pye, 1972) beschreiben ausschliesslich Daten von Tieren, die einen CF-Anteil in ihren Kufen zeigen. Es stellt sich die Frage, ob die leichtere Nachweisbarkeit von Frequenzverlagerungen, im Gegensatz etwa zu Änderungen des Sonagrammverlaufes, nicht eine Einseitigkeit des Blickwinkels bewirkt. Dass Variabilität der Suchrufe, mindestens im verschiedenen Jagdsituationen, sehr wohl auch bei FM-Fledermäusen auftreten kann, hat Schumm (1988) am Beispiel von *Myotis emarginatus* gezeigt.

Auch die Resultate der Sonagrammformenbetrachtung bei *Eptesicus fuscus* deuten an, dass die Tiere kaum physiologisch auf eine geringe Variabilität der Parameter eingeschränkt sind. Spezielle Feinheiten der Sonagrammformen, vor allem in Bezug auf Kurvatur, wie sie bei *Eptesicus fuscus* erkennbar waren (vgl. Abbildung 32 + 33), wurden bei den anderen drei Arten kaum gefunden. Simmons et al. (1978) erwähnen für *Tadarida brasiliensis* ebenfalls eine sehr hohe Variabilität der Rufmuster. Diese scheint bei *Eptesicus fuscus* in der Ausprägung allerdings weit aus weniger deutlich, die Möglichkeit unterschiedliche Sonagrammformen einzusetzen, ist aber auch bei dieser Art zu erkennen. Für *Eptesicus fuscus* drängt sich die Vermutung auf, dass diese Art so grobe Änderungen der Rufcharakteristika wie Verlagerung der Rufhauptfrequenzen um einige hundert Hertz oder Änderungen der Rufdauer um Beträge von Millisekunden nicht einsetzen muss, um eine sinnvolle JAR im Falle von Gruppenflug zu erreichen. Damit können die spektralen Hauptanteile der Suchrufe immer im Bereich besten Hörens gehalten werden (Dalland, 1965).

In den vorliegenden Untersuchungen waren die Flugdichten von *Eptesicus fuscus* in der Mehrzahl der Fälle deutlich höher als diejenigen von Arten der Gattung *Lasiurus*. Rein rechnerisch scheinen die Ortsreichweiten von *Eptesicus fuscus* und *Lasiurus borealis* vergleichbar. Trotz der in dieser Situation für *Eptesicus fuscus* zu erwartenden höheren Störhäufigkeit durch Artgenossen, zeigt diese Art eine zu *Euderma maculatum* nur gering höhere Variabilität. Beide Arten der Gattung *Lasiurus* liegen in der Flexibilität deutlich über dem Wert von *Eptesicus fuscus*.

Die ausgeführte Interpretation der Gesamtvariabilität einer Art enthält die Annahme, dass die Variabilität eine durch Artgenossen beeinflusste Charakteristik des Verhaltens sei. Dies ist möglich, ebenso beachtenswert ist aber, dass die geringere Flexibilität des Verhaltens genetisch oder durch Anforderungen der Ortungsaufgaben bestimmt werden kann. Trennbar bleiben diese Interpretationen solange nicht, als nicht vergleichendes weiteres Datenmaterial, etwa zu individuellen Fangerfolgswerten oder genereller Flexibilität des übrigen Jagdverhaltens, zur Verfügung steht.

7.5 Flexibilitätsstrategien in Gruppenjagd

In Abbildung 57 wurde versucht, das Verhalten der untersuchten Arten bei Hörbarwerden von Artgenossen in vergleichbare Strategien einzuteilen. Aus der Darstellung lassen sich zwei Möglichkeiten zur Vermeidungen interindividueller Störungen herauslesen. Durch ständiges flexibles Reagieren auf jeden hörbaren Ruf eines Artgenossen kann versucht werden, eine Identität der Vokalisationen zu verhindern, um Verwechslungen gehörter Echos zu vermeiden. Dies spiegelt sich in einer Erhöhung der Variationskoeffizienten und muss keine Änderung des Mittelwertes beinhalten. Auf der anderen Seite kann beim Auftauchen eines Artgenossen versucht werden, einen eindeutigen Vokalisationstypus, der sich von demjenigen des anderen Tieres klar unterscheidet, zu wählen und diesen dann stabil einzuhalten. *Euderma maculatum* scheint vorzugsweise die erste Methode anzuwenden, während Arten der Gattung *Lasiurus*, besonders *Lasiurus cinereus*, die zweite bevorzugen. *Eptesicus fuscus* zeichnet sich in diesem Vergleich als Aussenseiter mit geringster Reaktion auf Artgenossen aus.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Echoortungslaute von vier Arten untersucht. Die Aufteilung des Verhaltens bei Gruppenflug in die beiden Tendenzen, entweder nur den Mittelwert eines Parameters zu ändern, die Variabilität aber stark einzuschränken, oder den Mittelwert nicht zu verändern, die Variabilität hingegen stark zu erhöhen, kann deshalb nur auf einer schmalen Basis getestet werden. Ein statistischer Vergleich zwischen diesen beiden Strategien durch eine Korrelationsanalyse der Änderung des Variationskoeffizienten gegen die Änderung des Mittelwertes ergibt keine sinnvolle Aussage und wurde deshalb nicht ausgeführt. Die Auswertung zeigt aber eine ausschliessende Tendenz der beiden Flexibilitätsstrategien, die vor allem bei Vernachlässigung von *Eptesicus fuscus* sehr klar ersichtlich wird (dünne Trendlinie in Abbildung 57).

Die minimalen Anzeichen von JAR und damit kaum vorhandenen Reaktionen auf Artgenossen bei *Eptesicus fuscus* wurden auch in der gesonderten Qualifizierung der Sequenzen auf Unterschiedlichkeit im Sinne von JAR deutlich (vgl. die in Abbildungen 58A-D eingetragene Mittelwerte [MW]). Die Einzelstellung von *Eptesicus fuscus* in allen Vergleichen verlangt nach einer Erklärung, die im Abschnitt über Adaptationen zur Echoerkennung diskutiert werden sollen (vgl. 7.9.).

7.6 Quantitativer Literaturvergleich der Variabilität

Leider lassen sich viele einschlägige Literaturangaben nicht in Bezug auf die Variabilität (CV) der angegebenen Parameter auswerten, da keine Standardabweichungen oder nur Bereiche der Werte angegeben werden. Dies liegt wohl meist an der Tatsache, dass die Signale direkt ab Band mit der Averagefunktion eines Spektrumanalysators gemittelt wurden, was keine statistischen Auswertungen ermöglicht. Die in der vorliegenden Arbeit verwendete Methode der Auswertung einzelner Rufe mit anschließender Mittelung der Daten ist zwar arbeitsintensiver, ermöglicht aber im Gegensatz zu der schnelleren Analyse-methode einen Vergleich der Flexibilitäten verschiedener Arten.

Es ist auffällig, dass diejenigen Fledermausarten, von denen bisher Frequenzverlagerungen im Gruppenflug (*Rhinopoma hardwickei*, Habersetzer 1983; *Pipistrellus pipistrellus*, Miller & Degn, 1981 *Myctalus noctula*, *Lasiurus borealis*, *Lasiurus cinereus*) oder generell hohe Variabilitäten (*Tadarida brasiliensis*, Simmons et al., 1978) beschrieben werden, vergleichbare Jagdstrategien und Ortungscharakteristika aufweisen. Alle diese Arten jagen in Höhen von ca. 5-25 m über Boden, in deutlichem Abstand von Vegetationsrändern, wobei aber gelegentlich deren Verlauf entlanggeflogen wird. Alle Arten orten mit FM/CF-Lauten, die im reinen Suchrufen zu meist deutlichen CF-Signalen geändert werden. Bei Annäherung an Objekte (Beute, Hindernisse) benutzen alle verkürzte FM-Pulse unter Weglassen des CF-Teiles. Für Arten vom *Myotis*-Typ, die näher an Vegetation und mit meist steilen, kurzen FM-Signalen orten, sind solche Flexibilitätsbeobachtungen bisher selten (vgl. aber Schumm, 1988; Beobachtungen von Variabilitäten in verschiedenen Jagdsituationen bei *Myotis emarginatus*). Messungen, etwa von Frequenzpeaks, sind bei Echoortungsrufen dieser Arten auch schwieriger als bei Signalen mit flacherem Frequenzverlauf. Ein Grund für unterschiedliche Variabilitäten könnte in der Ortungsreichweite der beiden Gruppen liegen. Arten der Gattung *Myotis* sind im allgemeinen langsamere Flieger mit hoher Wendigkeit, die ihre Beute auf kurze Distanz entdecken und verfolgen. In Anbetracht der relativ zum Flugabstand meist geringen Ortungsreichweite (Störungsindex < 1) ist eine Gefahr von interindividuellen Störungen wahrscheinlich verringert.

Arten wie *Rhinolophiden* oder *Hipposideriden*, die immer reine CF-Frequenzen in ihren Rufen zeigen und auf diese Frequenzen zugeschnittene Adaptationen der Hörverarbeitung aufweisen, erreichen eine Trennung der Ortungskanäle durch, unterschiedliche, wahrscheinlich genetisch bedingte, Ontogenie (Rübsamen, 1987) in deren Verlauf sich verschiedene Ruffrequenzen und dazu spezialisierte Hörbereiche entwickeln. Die Tiere besitzen dann zwar noch die intraindividuelle Flexibilität, ihre Ortungsrufe entsprechend den Anforderungen an eine Dopplereffekt-kompensation abzusenken (Schnitzler, 1968). Die eigentliche, im Freilandverhalten beobachtete Variabilität der Ortungslaute stationärer Tiere in benachbarten Arealen (Neuweiler et al., 1987) zeigt sich aber als fixierter, interindividueller Unterschied von Tieren, die versuchen müssen, ein Echo möglichst stabil in dem schmalen Frequenzband besten Hörens zu empfangen. Die Funktion einer Vermeidung von Störungen durch Artgenossen, die im gleichen spektralen Bereich orten, ist bei beiden Möglichkeiten der Variabilität erfüllt. Bei CF-Fledermäusen mit spezialisierten Hörcharakteristiken liegen die Idealfrequenzen genetisch variabel, CF-Fledermäuse mit generalisierter Hörcharakteristik variieren eine Idealfrequenz verhaltensbedingt.

In Tabelle 13 sind Variabilitätswerte der Echoortungsrufparameter verschiedener Arten zum Vergleich zusammengestellt. Die Werte der Variationskoeffizienten (CV) bei Thomas et al. (1987) scheinen einfach aus den Mittelwerten der Angaben verschiedener anderer Autoren errechnet worden zu sein. Als echte Statistik lässt sich dies nicht bezeichnen. Die Daten von Woodside & Taylor (1985) wurden mit Tieren in einer schalltoten Kammer oder in einem Aussenzelt aufgenommen. Entsprechend erwecken die Laute alle den Eindruck, sehr kurz und breitbandig zu sein, was wohl nicht den normalen Suchrufen der Arten entspricht. Die gleichen Arten der Gattungen *Eptesicus*, *Tadarida* und *Taphazous* weisen in einer Beschreibung der Freilandsuchrufe von Fenton (1982) deutlich ausgeprägtere CF-Anteile auf und sind generell auch länger. Wie aussagekräftig ein Vergleich ist zwischen den Variabilitäten von Lauten, die unter derart unterschiedlichen Umständen aufgenommen wurden, ist schwierig abzuschätzen. Auch ein Vergleich von Ortungslauten, die im Freiland aufgenommen wurden, ist sehr schwer zu beurteilen, wenn die genaue Jagdsituation der Tiere, Flughöhe, Nähe zu Vegetation etc. nicht bekannt ist und Unterschiede entsprechend nicht korreliert werden können (vgl. 6.3.3.1. Echoortungsrufe: Arizona, Hawaii, Manitoba, Ontario). Trotzdem ist der Vergleich in Tabelle 13 (mit Beschreibung der Aufnahmesituation) übersichtshalber ausgeführt.

Bei den meisten Arten, die im Freiland aufgenommen wurden, sind höhere Variabilitäten von FMA als von FMI zu erkennen. Dies liegt wohl an der stärkeren Abschwächung hoher Frequenzen (Griffin, 1971). Unterschiedliche Entfernungen der Tiere bei den Aufnahmen wirken sich damit automatisch auf die Variabilität von FMA stärker aus als auf diejenige von FMI. FMI und FEM geben damit einen besseren Eindruck von der vorhandenen Variabilität der Art. Im Durchschnitt zeigt sich die Tendenz, die spektralen Werte weniger zu variieren als die temporalen Parameter.

Sowohl die Rufabstände als auch die Duty-cycle sind bei den vier von mir untersuchten Arten im Vergleich sehr variabel, die Vergleichsbasis ist allerdings für diese Parameter klein. Ansonsten heben sich die in dieser Arbeit vorgestellten Werte nicht vom Durchschnitt ab.

TABELLE 13: Zusammenstellung der Variationskoeffizienten der Parameter PD, DU, FEM, FMA, FMI, DF, INCL, und DC von verschiedenen Fledermausarten. Die Spalten enthalten die Angaben der Tierarten, der Variationskoeffizienten (CV) von Rufabstand (PD), Rufdauer (DU), Frequenz maximaler Energie (FEM), höchster Frequenz (FMA), niedrigster Frequenz (FMI), Bandbreite (DF), Frequenzabfall pro Zeit (INCL), Duty-cycle (DC) und Anzahl der untersuchten Rufe (N). In der mit "Aufnahmesituation" bezeichneten Spalte bedeuten: Lit. Mittelw -> Werte aus verschiedenen Literaturangaben gemittelt; Sch.arm / Zelt -> In schallarmer Kammer oder Aussenzelt aufgenommen; Labor -> Aufnahmen im Verlauf von Versuchen im Labor; SC Freiland -> Freilandaufnahmen von Suchrufen. Die Daten stammen aus den in der letzten Spalte angegebenen Quellen. *Saccopterix bilineata* ortet mit aufeinanderfolgenden Rufen unterschiedlicher Struktur, weshalb A + B verzeichnet sind.

Tabelle 13

TIERART :	VARIATIONSKOEFFIZIENT (CV)								N	AUFNAHME- SITUATION :	ZITIERT AUS:
	PD	DU	FEM	FMA	FMI	DF	INCL	DC			
<i>Antrozous pallidus</i>				6,2%	2,3%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Chalinolobus poudii</i>		68,8%	12,1%	11,4%	13,8%	20,5%	21,3%		20	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Chalinolobus morio</i>		29,8%	19,1%	16,6%	8,4%	32,9%	18,3%		20	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Coromura brevirostris</i>	3,2%	24,3%		3%	4,6%				20	Labor	Woodside & Taylor, 1985
<i>Eptesicus fuscus</i>			4,3%		4,8%				79	Zelt	Brigham et al., 1989
<i>Eptesicus fuscus</i>	27,9%	17,4%	3,1%	10,3%	6,2%	23,0%	25,6%	21,3%	289	SC Freiland	Eigene Arbeit
<i>Eptesicus fuscus</i>		39,1%			28,0%				46	Labor	Fattu & Suthers, 1981
<i>Eptesicus fuscus</i>				33,1%	6,4%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Eptesicus regulus</i>		43,6%	8%	10,5%	16,5%	20,1%	92,5%		19	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Eptesicus sagittula</i>		42,8%	20,6%	8,6%	10,1%	18,1%	26,5%		31	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Eptesicus vulturinus</i>		18,6%	18,7%	9,2%	10,4%	16,9%	16,6%		20	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Euderma maculatum</i>	18,6%	16,9%	7,3%	6,2%	8,7%	14,1%	27,2%	21,0%	704	SC Freiland	Eigene Arbeit
<i>Euderma maculatum</i>				11,6%	19,5%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Kerivoula pacuensis</i>		18,2%	4,4%	1,4%	2,0%	25,1%	11,8%		19	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Lasionycteris noctivagans</i>	26,2%	19,1%		11,0%	12,0%				63-6	SC Freiland	Barclay, 1986
<i>Lasionycteris noctivagans</i>				34,8%	5,7%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Lasius borealis</i>			6,0%		6,0%				78	SC Freiland	Brigham et al., 1989
<i>Lasius borealis</i>	36,9%	14,0%	5,5%	12,6%	7,7%	32,3%	37,8%	30,2%	332	SC Freiland	Eigene Arbeit
<i>Lasius borealis</i>				35,4%	8,2%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Lasius cinereus</i>	33,3%	19,4%		8,0%	5,3%				39-5	SC Freiland	Barclay, 1986
<i>Lasius cinereus</i>	34,6%	23,7%	11,6%	17,6%	15,7%	27,8%	62,6%	31,3%	262	SC Freiland	Eigene Arbeit
<i>Lasius cinereus</i>				35,4%	22,1%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Lasius cinereus semotus</i>	12,2%	23,7%	7,4%	16,0%	6,0%				10-4	SC Freiland	Belwood & Fullard, 1984
<i>Miniopterus oceanensis</i>		70,4%	33,5%	17,9%	33,2%	34,8%	79,0%		15	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Myotis lorae</i>		81,5%	14,9%	4,3%	2,2%	8,4%	7,9%		15	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Myotis auricolus</i>				11,6%	4,5%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis californicus</i>				11,0%	4,2%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis ciliolabrum</i>					1,8%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis daubentoni</i>	21,6%	10,0%			12,5%				12-24	SC Freiland	Kalko & Schnitzler, 1989
<i>Myotis emarginatus</i>	56,7%	35,7%	14,7%	14,6%	16,7%				Jagd in Raum	Schuma, 1988	
<i>Myotis emarginatus</i>	16,9%	46,4%	9,8%	13,8%	7,0%				SC Freiland	Schuma, 1988	
<i>Myotis emarginatus</i>	26,9%	30,0%	31,9%	22,9%	33,3%				SC an Vegetat.	Schuma, 1988	
<i>Myotis evotis</i>				7,8%	24,1%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis lucifugus</i>				5,2%	6,8%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis septentrionalis</i>				17,3%	12,9%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis sodalis</i>				17,3%	1,7%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis thysanodes</i>				14,2%	2,3%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Myotis volans</i>				6,0%	7,2%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Nycticeius orion</i>		48,4%	10,7%	8,2%	11,0%	20,3%	28,7%		15	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Nycticeius rupepellii</i>		28,8%	24,1%	9,5%	12,7%	1,2%	43,2%		14	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Nyctophilus geoffroyi</i>		22,8%	27,9%	18,5%	10,0%	20,1%	22,1%		15	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Nyctophilus gouldi</i>		24,8%	9,1%	12,3%	6,7%	21,2%	17,2%		20	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Pipistrellus hesperus</i>				6,7%	8,8%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Pipistrellus tasmaniensis</i>		41,4%	10,5%	18,5%	6,6%	19,0%	56,7%		29	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Plecotus townsendii</i>				11,1%	18,2%				-	Lit. Mittelv.	Thomas et al., 1987
<i>Rhinolophus megachryllus</i>		40,9%	5%	12,3%	1,3%		0%		14	Sch. arm / Zelt	Woodside & Taylor, 1985
<i>Rhinolophus rouxi</i>	14,6%	8,7%							5565	SC Freiland	Neuweiler et al., 1987
<i>Saccopterix bilineata A</i>	9,8%	14,1%		6,2%	1,4%				20	SC Freiland	Barclay, 1993
<i>Saccopterix bilineata B</i>	18,4%	10,7%		5%	1,0%				23	SC Freiland	Barclay, 1993
<i>Tadarida ansorgei</i>			5,8%						-	-	Fenton & Bell, 1981
<i>Tadarida chapini</i>			2,3%						-	-	Fenton & Bell, 1981
Mittelwert :	23,9%	31,1%	12,2%	13,1%	10,0%	21,9%	33,0%	23,3%	307,4		
Standardabweichung :	13,2%	18,4%	9,3%	8,7%	7,9%	9,3%	24,9%	7,6%	1106,5		

7.7 JAR oder Anpassung an Ortungsanforderungen?

In vielen Fällen ändern Tiere ihre Rufcharakteristik in Richtung kürzerer und manchmal auch breitbandiger, jedenfalls aber steilerer Rufe, wenn sich Artgenossen in hörbarer Distanz aufhalten. Dies kann im Sinne der bereits erwähnten JAR (jamming avoidance response) interpretiert werden. Diesem Argument kann entgegengehalten werden, die Tiere seien im Gruppenflug in grösserer Flugnähe zu einem Partner und damit zu Objekten generell. Die Ortungslaute sollten sich entsprechend, mit derselben Argumentation wie für die Abhängigkeit von den Versuchsplätzen begründet, in eine Richtung ändern, die nach Theorie (Simmons & Stein, 1980) eine bessere Raumauflösung erlaubt. Eine kürzere Ortungsreichweite scheint bei dichterem Flug angestrebt. Hier ist zu erwähnen, dass eigentlich nur das zweite Tier einer hintereinander her fliegenden Gruppe eine entsprechende Reaktion aufweisen müsste. Die ausgewerteten Aufnahmen stammen von unterschiedlichen Situationen, die sowohl Parallelflüge als auch Flüge mit gegensätzlicher Flugrichtung enthalten. Unabhängig von der jeweiligen relativen Flugrichtung und -lage zeigen die einzelnen Individuen jeweils eine einheitliche Verhaltensänderung. *Lasiurus cinereus* #53. beispielsweise zeigt immer das in Abbildung 49 erkennbare Ortungsverhalten, sobald ein Artgenosse in Hörweite flog. Der obige Einwand, die beobachteten Änderungen seien eine Funktion des freien Orungsraumes, ist entsprechend nicht haltbar.

Im weiteren zeigen Fledermäuse in Abhängigkeit vom Jagdbiotop unterschiedliche Rufabstände (PD) zwischen den einzelnen Vokalisationen (Weid & Helversen, 1987). Die PD ist auch ein Spiegel der Ortungsreichweite. Beim Übergang zur Ortung auf ein näheres Ziel kann in aller Regel eine Verkürzung der PD beobachtet werden. Dies trifft aber für beide Arten der Gattung *Lasiurus* in der beschriebenen Situation nicht zu. Bei Hörbarkeit von Artgenossen werden die Rufe nicht näher zusammengeschoben, ein Hinweis darauf, dass die effektiv angestrebte Ortungsreichweite nicht verringert wird, und damit eine Stützung der Vermutung, dass hier eine Art von JAR beobachtet werden kann. Die beobachteten Änderungen der Rufparameter halten überdies nur solange an, wie ein Störer sich im Hörbereich des beeinträchtigten Tieres aufhält, darauf wird wieder das gewohnte Muster der Suchrufe des Einzelfluges eingesetzt. Während der Aufnahmen, in denen solche Wechsel der Rufparameter nachgewiesen werden können, wurden keine besonderen Flugbewegungen beobachtet, wie etwa Abtauchen, enge Wendungen etc., die üblicherweise auch von Änderungen des Echoortungsverhaltens begleitet werden. Dies unterstützt obige Interpretation (JAR) ebenfalls.

Falls ein Audiogramm ein schmales Frequenzband besonders hoher Hörempfindlichkeit aufweist, wie es beispielsweise bei *Rhinopoma hardwickei* nachgewiesen wurde (Neuweiler et al., 1984), könnten Verschiebungen der Frequenzlage der Vokalisationen um einige kHz, wie sie bei dieser Art von Habersetzer (1981) beschrieben wurden, einen nachteiligen Einfluss auf die Maximalleistung der Tiere haben, da die Echos nicht mehr auf den Bereich besten Hörens zu liegen kommen. Offensichtlich wird dieser Nachteil aber durch die Vermeidung von Jamming durch Laute im gleichen Frequenzband mehr als wettgemacht. Die in der vorliegenden Arbeit beobachteten Frequenzverschiebungen betragen meist weniger als 5 kHz. Wenn man davon ausgeht, dass *Eptesicus fuscus* und Arten der Gattung *Lasiurus* vergleichbare Audiogramme aufweisen, so kann erwartet werden, dass keine der gefundenen Änderungen eine Einbusse an Ortungsleistung für die Tiere zur Folge hatten. Für Fle-

dermäuse, die sich auf die obligate Ortung mit CF-Signalen spezialisiert haben, ist aus oben genannten Gründen eine genetisch fixierte Variabilität der Frequenzlagen von Vorteil. Störvermeidungen können durch Kombination entsprechender Nachbarn bei der Jagd realisiert werden, ohne dass das Einzeltier eine Einbusse an Ortungsleistung riskieren muss.

7.8 Individuelle Unterscheidbarkeit und deren kausale Gründe

Da Fledermäuse in Abhängigkeit der Jagdsituation eine grosse Variabilität der Laute aufweisen können (Griffin et al., 1960; Weid & Helversen, 1987), ist die Erfassung einer eventuell vorhandener individuenspezifischen Charakteristika schwierig. Die Suchphase macht einen Grossteil der nächtlichen Rufaktivität aus (90%; Fenton & Morris, 1976). Ausserdem ist die Unterteilung in AP und FP für die Analyse meist schwierig. Entsprechend wurden für alle Vergleiche einzelner Tiere nur die Charakteristika der Suchrufe in Betracht gezogen, um eine Vermischung von Variabilitäten unterschiedlicher Herkunft zu vermeiden. Wenn möglich, wurden Rufe anderer Phasen gesondert ausgewertet. Ein Vergleich zwischen Individuen in diesen Phasen war nicht geplant. Trotz der Reduktion auf die Suchrufe hat sich bei drei der vier Arten Individuenspezifität nachweisen lassen.

Unterschiede zwischen Einzeltieren liegen bei *Euderma maculatum* und Arten der Gattung *Lasiurus* vor. Eine positive Aussage über *Eptesicus fuscus* kann nicht erfolgen, da zuwenig Rufe markierter Tiere vorliegen.

In *Euderma maculatum* lassen sich die Signale der beiden untersuchten Individuen anhand der Frequenzeigenschaften unterscheiden. Das Männchen zeigte generell tiefere Rufe als das Weibchen. Dieselbe Beobachtung machten auch Neuweiler et al. (1987) bei *Rhinolophus rouxi*. Die unterschiedlichen Frequenzlagen der Rufe der Tiere können mit der genetischen Situation in Zusammenhang gebracht werden. In der vorliegenden Untersuchung ist allerdings die Stichprobengrösse mit je einem Tier für eine statistische Aussage ungeeignet.

Die bei Arten der Gattung *Lasiurus* gefundenen individuellen Unterschiede sind in keinem der Tiervergleiche so deutlich wie bei *Euderma maculatum* ausgefallen. Bei *Lasiurus* waren sämtliche untersuchten Tiere weiblichen Geschlechts. Eine diesbezügliche Interpretationsmöglichkeit der Unterschiedlichkeit verschiedener Individuen entfällt deshalb.

Theoretisch kann auch die Unfähigkeit, Laute sehr ähnlich zu reproduzieren, zu einer hohen beobachtbaren Variabilität führen. In einigen Ortungssequenzen, die von identischen Tieren an verschiedenen Tagen aufgezeichnet wurden, ist aber kaum ein Unterschied der Parameter erkennbar. Dies ist ein Hinweis darauf, dass die Tiere die Parameter sehr wohl konstant halten können.

Eine weitere Ursache kann in der Motivation des Tieres liegen. Änderungen der Vokalisationen in beispielsweise aggressivem Zusammenhang (IAB bei *Euderma maculatum*, Verfolgungen bei *Lasiurus cinereus*) wurden beschrieben.

Eine weitere, hier als am wichtigsten bewertete Ursache, liegt in der willentlichen Anpassung der Signalcharakteristika an die Erfordernisse der momentanen Situation. Die Änderung der Signale im Verlauf einer Fanghandlung wurden ausführlich beschrieben. Auch Anpassungen an erniedrigte Signal/Rausch-Verhältnisse wurden angedeutet. Die bei Arten der Gattung *Lasiurus* gemachte Beobachtung, dass sich Tiere, die am gleichen Platz jagen, insgesamt deutlicher unterscheiden lassen (Abbildung 42A+52A), als Tiere, die üblicherweise auf verschiedenen Plätzen jagen (Abbildung 42B+52B), unterstützen zusätzlich die Hypothese einer Anpassung der eigenen Signale an die Lautcharakteristik von Jagdgefährten (JAR).

7.9 Adaptationen zur Echoerkennung

Die offensichtliche Differenz in der beobachtbaren Verhaltensänderung von Einzelflug zu Gruppenflug zwischen *Eptesicus fuscus* und Arten der Gattung *Lasiurus* verlangt nach Erklärung.

Sowohl im Ortungsverhalten als auch im Jagverhalten und in der Art des Jagdhabitates unterscheiden sich *Eptesicus fuscus* und *Lasiurus borealis* nicht drastisch genug, um die Unterschiede erklären zu können. Unter der Voraussetzung, dass die Audiogramme der beiden Arten vergleichbar sind (Audiogramm von *Lasiurus borealis* nicht bekannt; *Eptesicus fuscus* von Dalland, 1965) muss ein anderer Parameter gesucht werden, der *Eptesicus fuscus* ermöglicht, in Fluggruppen, die dichter als die bei *Lasiurus borealis* beobachteten sind, die Echoortungsrufe auseinanderzuhalten. *Lasiurus borealis* scheint in weniger hohen Flugdichten bereits gezwungen, die Rufcharakteristika durch Änderung der Bandbreite, spektralen Lage oder Rufdauer zu ändern.

Im Verlauf eines Dressurversuches ist Simmons (1973) aufgefallen, wie wichtig die Gerichtetheit der Lautaussendung für die Erkennung, und damit für das Erlernen einer Situation bei *Eptesicus fuscus* sein kann. Zusammen mit der Richtcharakteristik der Pinna ergibt sich für eine ortende Fledermaus ein allgemein stark kanalisiertes Empfindungsfeld in Vorausrichtung. Vergleicht man die Ohrmuscheln von *Eptesicus fuscus* mit denjenigen von Arten der Gattung *Lasiurus*, so fällt zuerst auf, dass sich die Pinnae bei letzteren kaum aus dem Fell hervorheben. *Eptesicus fuscus* weist dagegen deutlich prominente Pinnae auf. Leider sind keine Vermessungen der Richtcharakteristik des Hörens von Arten der Gattung *Lasiurus* bekannt. Die Dimensionen der Aussenohren dieser Arten weisen aber weniger Ähnlichkeit mit denen von *Eptesicus fuscus* als mit denjenigen von Meeresschweinchen auf. Für diese Tiere liegen Vermessungen der Richtcharakteristik der Ohren im akustischen Bereich bis 19 kHz vor (Carlile & Pettigrew, 1987). Nimmt man eine dazu ähnliche Gerichtetheit des Hörens auch bei *Lasiurus borealis* an, so kann im Vergleich zu den bei *Eptesicus fuscus* durchgeführten Vermessungen (Jen & Chen, 1988), die allerdings erst bei 25 kHz beginnen, eine grössere Richtwirkung für *Eptesicus* vermutet werden. Die Richtcharakteristik der Lautaussendung von *Eptesicus fuscus* wurde von Simmons (1969) vermessen. Ein Vergleich mit *Lasiurus* ist mangels Daten nicht möglich.

Allein basierend auf der vermuteten unterschiedlichen Richtcharakteristik des Hörens der verglichenen Arten, lässt sich eine hypothetische Erklärung für das Ortungsverhalten von *Eptesicus fuscus* resp. Arten der Gattung *Lasiurus* beim Auf-

tauchen von Artgenossen im Hörbereich finden. Die Arten mit grösserer Gerichtetheit der Ortung (*Eptesicus fuscus*) weisen eine geringere Anfälligkeit auf Störungen durch andere Rufe auf. Eine Notwendigkeit für individuelle Markierungen der Signale entfällt damit in aller Regel. Im Gegensatz dazu müssen Tiere mit breiterer Ortungscharakteristik (*Lasiurus borealis*, *Lasiurus cinereus*) ihre Signalcharakteristika ändern, um eine eindeutige Erkennung der eigenen Echoortungsrufe sicherzustellen. Die Beobachtungen aus den PB-Experimenten mit *Lasiurus borealis* und dazu vergleichbare Daten von Balcombe & Fenton (1988) stützen die These insofern, als eine geringe Richtwirkung der Pinnae das Hören eines Feeding Buzz von Artgenossen erleichtert. Eine vergleichende Untersuchung der Situation bei Arten wie *Rhinopoma hardwickei* oder *Pipistrellus pipistrellus*, bei denen Frequenzverlagerungen in Fällen von Gruppenflug nachgewiesen wurden, (Härbsetzer, 1981; Pye, 1972) oder auch bei *Noctilio albiventris* (Roverud & Grinnell, 1985b) könnte Klarheit in dieser Fragestellung schaffen. Letztere Autoren zeigen, dass *Noctilio albiventris* die Lage seiner CF-Rufe sowohl im Flug als auch stationär den Änderungen eines abgespielten Tones im Bereich von etwa 2 kHz nachführt. Dabei liegt die zu erwartende Echofrequenz (nach Verrechnung der ausgeführten Dopplereffektkompensation) immer 200 Hz unterhalb der Frequenz des abgespielten Signales. Die Autoren vermuten, dass *Noctilio albiventris* versucht, vergleichbar zu *Rhinopoma hardwickei* oder *Pipistrellus pipistrellus*, verschiedene Frequenzbänder zu belegen, um damit eine JAR zu erreichen.

Bei Arten der Gattung *Lasiurus* kann im normalen Ablauf der Suchphase ein als JAR interpretiertes Verhalten beim Auftauchen von Artgenossen beobachtet werden. Dies geschieht durch Ändern der spektralen oder temporalen Parameter der Rufe oder durch Erhöhung deren Intensität. Im Verlauf eines Feeding Buzz werden die Rufe sehr viel leiser und kürzer. Die Rufdauer scheint dadurch als einsetzbarer Faktor für eine Signalkennung ausser Gewicht zu fallen. Die Energieverteilung im Leistungsspektrum der FC wird ausserdem weitaus flacher. Ein Echo von einem flatternden Insekt induziert zusätzliche Amplitudenänderungen. Damit ist es auch fraglich, ob Änderungen der spektralen Zusammensetzung der Signale noch eine sinnvolle Methode darstellen, um in Anwesenheit von Artgenossen, die auf dasselbe Zielobjekt orten, eine eindeutige Signalerkennung zu garantieren. Vor allem für Arten der Gattung *Lasiurus*, die oft in Gruppenflug ein Insekt attackieren, könnten sich hier erneut Probleme der Echozuordnung stellen. Resultate aus Versuchen über die Störepfindlichkeit der Echoortung vermögen vielleicht Anhaltspunkte für Mechanismen zu geben, die in solch extremen Situationen zum Zuge kommen.

Die Bedeutung der Richtungsempfindlichkeit für eine Trennung der Signale in dieser Lage wird durch Experimente unterstrichen. Für *Plecotus townsendii* weisen Griffin et al. (1963) die Fähigkeit nach, in einem Ausweichexperiment dünne Drähte zu umfliegen, auch wenn der Schallintensitätsdichtepegel (Energie pro Hz) der Echos etwa 5 dB geringer ist als derjenige eines verdeckenden Rauschens. Dies steht im Widerspruch zu theoretischen Überlegungen über die Detektierbarkeit. Unter Einbezug der von Grinnell (1963) erwähnten Möglichkeiten der Verbesserungen der Signal/Rausch-Verhältnisse, vor allem durch die Richtcharakteristik der beiden Ohren und binaurale Auswertung, ändert sich das Verhältnis aber so, dass der Dichtepegel des Nutzschalles unter günstigsten Lagebedingungen mindestens 10 dB über demjenigen des maskierenden Rauschens zu liegen kommt. Theoretische Berechnungen zeigen, dass dies etwa dem minimalen Unterschied entspricht,

der für eine Detektierbarkeit eines Signales in Rauschen vorauszusetzen ist. Schlegel & Singh (1983) zeigen bei speziellen Neuronen eine Verringerung des maskierenden Effektes von Rauschen, wenn das Rauschen allein zusätzlich auch auf dem zweiten Ohr geboten wird. Griffin et al. (1963) bemerkten, dass die Tiere unter kritischen Bedingungen nicht mehr direkt durch die gespannten Drähte fliegen, sondern versuchen, das von frontal eintreffende Rauschen durch leichten Schrägflug aus mehr lateraler Richtung aufzufangen zu lassen. Dies deckt sich gut mit Grinnells und Schlegel & Singhs neurophysiologischen Resultaten, die in solchen Situationen unterschiedlicher Auftreffwinkel von Signal und Rauschen eine starke Erniedrigung der Schwellen, resp. eine Verbesserung der Signaldetektion zeigen. In der Situation mehrerer, auf ein Beuteobjekt anfliegender Fledermäuse, könnte dieser Mechanismus mindestens Störungen durch die direkten Rufe von Artgenossen reduzieren. Echos dieser Rufe, die vom Zielobjekt hervorgehen, bergen aber immer noch die Gefahr von Fehleinschätzungen der Distanz zum Objekt, da die binauralen Mechanismen zur Zuordnung dieser Signale kaum beitragen können.

Auswertmechanismen, die in der Dimension der Zeit filtern, bieten sich hier als Analysehilfen an. Messungen an *Myotis lucifugus* und *Plecotus townsendii* zeigten, dass ein erster Puls die Empfindlichkeit für einen innerhalb 1-10 ms folgenden zweiten Puls gleicher Frequenzlage stark erhöhen kann (Grinnell 1963).

Roverud & Grinnell (1985a) finden bei *Noctilio albiventris* Hinweise auf ein zeitliches Auswertungsfenster der Echoortung. Das Fenster wird durch den Beginn des Ortungssignales aktiviert und bleibt eine fixe Zeit aktiv, während der ein Echo erwartet wird und innerhalb der experimentelle Behinderungen der Ortung durch Störsignale relativ hoher Intensität möglich sind. Durch die Bildung dieses Zeitfensters in der Hörverarbeitung ist eine zeitliche Phase erhöhter Erwartung erstellbar. Signale, die nicht innerhalb dieses Echoerwartungsfensters eintreffen, werden vernachlässigt. Damit könnten Signale, die zu früh oder zu spät eintreffen, als nicht relevante Echos der eigenen Rufe oder als Signale oder deren Echos von Jagdgenossen klassierbar werden.

Schliesslich seien Möglichkeiten der Amplitudenauswertung angedeutet, die zur Vervollkommenheit der Distanzdetektion in der besprochenen Spezialsituation beitragen können. Kick & Simmons (1984) beschreiben einen "Tracking-filter"-Mechanismus bei der Ortung von *Eptesicus fuscus* auf nahe Ziele, die in einer solchen Situation die Wahrscheinlichkeit verringern würde, durch Echos oder Rufe eines Nachbarn irritiert zu werden.

Etwas im Widerspruch zu den Daten der obengenannten Autoren stehen Beobachtungen, dass Fledermäuse bei elektrischer Stimulation der Vokalisation und gleichzeitiger Präsentation von akustischen Stimuli mit einer Erhöhung der Rufintensität reagieren. Dies kann als Versuch gewertet werden, mehr Energie in den empfindlichen Hörbereich zu verlagern und damit das Signal/Rausch-Verhältnis zu verbessern (Simmons et al., 1975). Auch in eigenen Beobachtungen von Endortungsphasen mehrerer Tiere auf ein Ziel entstand häufig der Eindruck, dass gegen Ende von Sequenzen wie sie in Abbildung 37 erkennbar sind, eines der Tiere deutlich lauter rief als die anderen. Es konnte allerdings nie unterschieden werden, ob jeweils auch dieses Tier die Fanghandlung erfolgreich beenden konnte. Die als Verhalten II bezeichnete Adaptation der Echoortung auf Artgenossen weist in die gleiche Richtung. Die Problematik der Gruppenanflüge auf ein Ziel bleibt auch im

Hinblick auf die Unterscheidung von Ziel und Nachbar interessant. Webster (1965) zeigt mit Laborversuchen an *Lasiurus borealis*, dass Fehler, die in solchen Phasen auftreten, sowohl zu Fehlentscheidungen bei der Fanghandlung als auch zu Kollisionen führen können. Letztere konnten allerdings während der gesamten Arbeitszeit im Felde von mir nie beobachtet werden.

Es zeigt sich, dass unter der Annahme gewisser Voraussetzungen ein unterschiedlicher Grad an erforderlicher Individualität eines Echoortungsrufes für eine klare Erkennung des Echos vorliegt. Sehr kurze Ortungreichweiten, eine stark gerichtete Ortungscharakteristik oder auch bestimmte zeitliche Erwartungsfenster für ein Echo können vielleicht eine individuelle Markierung von Signalen erübrigen. Eine Störbarkeit durch andere Ortungslaute ist in solchen Situationen wahrscheinlich stark verringert.

8 Zusammenfassung

Veröffentlichungen über die Identifizierbarkeit von Fledermäusen anhand ihrer Rufe sowie Untersuchungen über die kommunikative Bedeutung der Ortungslaute liessen die Frage nach der Variabilität der Echoortung innerhalb der Art und innerhalb eines Individuums auftauchen. Durch Aufnahme und Analyse von Echoortungsrufen individuell bekannter Fledermäuse sollte versucht werden, die Flexibilität dieses Ortungssystems in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren (Jagdareal, Artgenossen, Beutefangverhalten) zu beschreiben.

Unter Verwendung von zwei parallel ausgerichteten Mikrofonen unterschiedlicher Richtcharakteristik wurden Echoortungsrufe von Fledermäusen gleichzeitig auf zwei Tonbandkanäle aufgezeichnet. Schwerpunktässig wurde dabei das Ortungsverhalten von Tieren aufgezeichnet, die aus vorherigen Fangaktionen individuell bekannt und mit farbig reflektierenden Ringen markiert worden waren, um die Erkennbarkeit im Flug zu garantieren. Aufnahmen der vier amerikanischen Vespertilioniden *Euderma maculatum*, *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus borealis* und *Lasiurus cinereus* wurden an zwei Orten in Kanada erstellt. Die spezielle Aufnahmemethode erlaubte eine stereophone Zuordnung der aufgenommenen Signale zu einem bestimmten Tier. Damit konnte das individuelle Ortungsverhalten von bekannten freifliegenden Fledermäusen nachträglich im Labor analysiert werden. Für die vergleichende Analyse wurden hauptsächlich Ortungslaute der Suchphase untersucht.

Euderma maculatum ortet mit Signalen von 4,6 ms Dauer in einem Frequenzbereich von 6,2-13,5 kHz, was die Rufe für den Menschen gut hörbar macht. Die Laute weisen in seltenen Fällen harmonische Obertöne auf. Die Tiere jagen in allabendlichem Ablauf in einer Reihe von Arealen, die sie momentan exklusiv beanspruchen. Bei Annäherung von Artgenossen können vokale Interaktionen verfolgt werden, nach denen wieder eine räumliche Trennung der Tiere beobachtet werden kann. Im Verlauf dieser Begegnungen werden die Ortungslaute in schnellerer Abfolge gesendet. Vergleichbares Verhalten liess sich auch durch Vorspielen der Suchrufe von Artgenossen auslösen (Playbacks). Die tiefste Frequenz im Ruf, die Bandbreite der Laute, der Duty-cycle (prozentualer Anteil der Gesamtzeit, während dessen vokalisiert wird) sowie die Rufabstände variieren stärker, wenn Artgenossen hörbar sind, als wenn die Tiere allein fliegen. Die Ortungslaute dieser Art sind ansonsten im spektralen und temporalen Charakter recht uniform. Allein fliegend verwendeten die beiden markierten Tiere unterschiedliche Rufparameter. Das männliche Tier ortete im Gegensatz zum zweiten (weiblichen) Tier mit Rufen, die insgesamt etwa 0,5 ms kürzer waren und ein 1,9 kHz schmaleres Frequenzband überstrichen. Wenn Artgenossen in hörbarer Distanz jagten (Rufintensitäten unterscheiden sich um weniger als 20 dB), änderten beide Tiere ihre Rufparameter in individuell unterschiedlicher Weise, die sich nicht mit dem Durchschnittsverhalten unmarkierter Tiere deckt.

Die frequenzmodulierten (FM) Echoortungsrufe der Suchphase von *Eptesicus fuscus* zeigen oft ein unterschiedlich stark ausgeprägtes, konstantfrequentes (CF) Ende. Der Frequenzbereich der gemittelten Signale erstreckt sich von 42,6 kHz bis 22,6 kHz. Die Hauptenergie liegt bei 27,5 kHz und die Signale haben eine mittlere Dauer von 10,4 ms. In den Lauten sind meistens eine oder zwei harmonische Obertöne erkennbar. Obschon diese Art in den Lauten variable Verläufe der Frequenz über die Zeit (Sonagramme) zeigt, ist insgesamt die Variabilität der Signalpa-

parameter gering. Der Mangel an Aufnahmen markierter Tiere verunmöglicht eine Differenzierung der Signaleigenschaften von Individuen. Bei Hörbarwerden von Artgenossen ändert *Eptesicus fuscus* die Ortungsparameter kaum. Die Analyse der zeitlichen Abfolgen von Rufen zweier Tiere gibt ebenfalls wenig Hinweise auf eine Verhaltensänderung als Reaktion auf Artgenossen.

Lasiurus borealis zeigt in der Suchphase Echoortungslaute im Frequenzbereich von 48,7 - 30,6 kHz. Die spektrale Hauptenergie der im Durchschnitt 10,2 ms langen Rufe liegt bei 35,3 kHz. Die durchschnittlich 10,0 ms langen Vokalisationen der grösseren Schwesterart *Lasiurus cinereus* liegen mit der Hauptenergie bei 21,3 kHz. Die Rufe verlaufen von 30,5 kHz zu 17,5 kHz. Einige der Ortungslaute dieser Art liegen damit ebenfalls im menschlichen Hörbereich. Die Rufe beider Arten weisen harmonische Oberschwingungen auf.

Beide Arten der Gattung *Lasiurus* zeigen in verschiedenen Bereichen übereinstimmende Verhaltensreaktionen: Im normalen Suchflug sind häufig reine CF-Signale zu erkennen. Beim Flug in grossen Höhen zeigen beide Arten zwei Typen von Ortungs-lauten in abwechselnder Folge. Eine gering frequenzmodulierte, niederfrequente Vokalisation normaler Intensität wechselt dabei mit einem mehr als 20 dB leiseren, stärker frequenzmodulierten Ruf höherer Frequenzlage ab. Beide Arten zeigen als Reaktion auf die Anwesenheit von Artgenossen Änderungen der Rufparameter, die sich in zwei Gruppen einteilen lassen. Die eine Gruppe der Tiere verkürzt in dieser Situation die Laute unter gleichzeitiger Betonung höherer Frequenzen und Verringerung der Rufintensität. Die andere Gruppe behält alle Eigenschaften der Rufe im Einzelflug auch im Gruppenflug bei, ortet aber deutlich lauter in der Gegenwart von Artgenossen. Die Rufparameter der Tiere erweisen sich ausserdem in Abhängigkeit vom räumlichen Aufbau der Jagdplätze als verschieden. In kleineren oder räumlich stärker strukturierten Arealen werden vermehrt kürzere Signale mit höheren Frequenzenanteilen eingesetzt. Die beim Endanflug auf ein Beuteobjekt ausgestossenen Ruffolgen (Feeding buzzes) erweisen sich als attraktiv auf Tiere beider Arten der Gattung *Lasiurus*. Ein Nachtfalter, der verfehlt worden ist, wird häufig bei einem zweiten Angriff gleich von mehreren Fledermäusen angesteuert. Resultate von Abspielexperimenten verschiedener Signalsequenzen weisen darauf hin, dass die hohe Wiederholrate der Rufe die attraktive Wirkung beinhaltet. Individuen der beiden Arten lassen sich teilweise anhand der vermessenen Lautparameter unterscheiden. Dabei erweisen sich Tiere, die in den gleichen Arealen jagen, untereinander als stärker verschieden, als Tiere, die verschiedene Gebiete bejagen.

Unterzieht man das Verhalten der vier untersuchten Arten bei Hörbarwerden von Artgenossen einem Vergleich, so lassen sich zwei unterschiedliche Strategien erkennen: Durch fortlaufende Anpassung der eigenen Lautcharakteristika an das Verhalten eines Artgenossen wird versucht, eine Identität der Signale zu vermeiden. Dies führt zu einer hohen Variabilität der Lautparameter, wobei sich deren Mittelwerte nicht zu ändern brauchen. Bei *Euderma maculatum* kann dieses Verhalten nachgewiesen werden. Andererseits ist ein konstantes Einhalten individuenspezifischer Signaleigenschaften ebenfalls tauglich, um Unklarheiten in der Echoerkennung zu vermeiden. Diese Strategie zeigt sich in Rufparametern, die zwischen zwei Tieren deutlich unterschiedlich ausfallen. Die Parameter sind dabei in solchen Gruppenflügen gering (*Lasiurus borealis*) oder relativ zum Einzelflug sogar vermindert variabel (*Lasiurus cinereus*). Beide

Verhalten können als Störvermeidung (jamming avoidance response) bezeichnet werden. *Eptesicus fuscus* nimmt sowohl in Bezug auf Gesamtvariabilität (kleinster Wert) als auch hinsichtlich der Reaktion auf Artgenossen (geringste Reaktion) eine Aussenseiterstellung ein.

Bei drei Arten erweist sich der Quotient von abgeschätzter Ortungsreichweite dividiert durch den Interindividualabstand der Tiere als tendenziell mit der Gesamtvariabilität der Lautparameter korreliert. Je mehr die Rufreichweiten die räumlichen Umgebungen der Nachbarn überlagern, desto flexibler ist das Ortungsverhalten der Art insgesamt. *Eptesicus fuscus* bildet auch hier eine Ausnahme, indem die Art trotz grosser Flugdichten geringe Variabilität der Echoortung zeigt.

Die verschiedenen Signaleigenschaften der Ortungslaute werden im Zusammenhang mit theoretischen Überlegungen aus der Signaltheorie diskutiert. Die gefundenen Flexibilitäten der Echoortungsrufe der vier Arten stehen in Einklang mit Literaturdaten über dieselben und andere Arten. Ausführliche Literaturdaten liegen vor allem über Arten vor, die vergleichbare Ortungscharakteristika und Jagdverhalten zeigen. Variabilität, die innerhalb der Echoortung von Arten zu finden ist, die immer einen CF-Anteil in den Rufen verwenden und entsprechende Spezialisierungen der Hörverarbeitung aufweisen, wird anders gewichtet als die Flexibilität in Arten, die nur im Suchflug in offenem Gelände CF-Rufe verwenden. Die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Variabilitäten werden ausserdem bezüglich erklärender Ursachen beleuchtet. Dabei werden die Jagdsituation, die Umgebungsbeschaffenheit, genetische Anlagen, Motivationen sowie willentliche, zielgerichtete Einflüsse (jamming avoidance, Kommunikation) berücksichtigt. Im weiteren werden unterschiedlich starke Richtcharakteristika des Hörens erörtert, die das in Bezug auf die Variabilität und die Reaktion auf hörbare Artgenossen, relativ zu den anderen Arten unterschiedliche Verhalten von *Eptesicus fuscus* erklären könnten. Passiv akustische Eigenschaften, das Gesamtverhalten der Fledermäuse sowie Resultate aus neurophysiologischen und Verhaltensexperimenten zur Störresistenz von Fledermäusen werden hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Vermeidung von Echoortungsstörungen durch Laute von Artgenossen diskutiert.

9 Literaturverzeichnis

- Ahlén I (1981) Identification of Scandinavian Bats by their Sounds. The Swedish University of Agricultural Sciences. Dep Wildl Ecol Report 6 Uppsala
- Aldridge HDJN, Brigham RM (1988) Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: A test of the 5% "rule" of radio-telemetry. *J Mammal* 69(2):379-382
- Balcombe J, Fenton MB (1988) Eavesdropping by bats: the influence of echolocation call design and foraging strategies. *Ethology* 79:158-166
- Barclay RMR (1982) Interindividual use of Echolocation calls: Eavesdropping by Bats. *Behav Ecol Sociobiol* 10:271-275
- Barclay RMR (1983) Echolocation Calls of Emballonurid Bats from Panama. *J Comp Physiol* 151:515-520
- Barclay RMR (1984) Observation on the Migration, Ecology and Behaviour of Bats at Delta Marsh, Manitoba. *Can Field Nat* 98(3):331-336
- Barclay RMR (1985) Long- versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and the consequences for prey selection. *Can J Zool* 63:2507-2515
- Barclay RMR (1986) The echolocation calls of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats as adaptations for long-versus short-range foraging strategies and the consequences for prey selection. *Can J Zool* 64:2700-2705
- Barclay RMR, Thomas DW (1979) Copulation calls of *Myotis lucifugus*: a discrete situation-specific communication signal. *J Mammal* 60:632-634
- Beer CG (1970) Individual recognition of voice in the social behavior of birds. In: *Advances in the study of behavior*, Vol.3 (Lehrman DS, Hinde RA & Shaw E eds.) Academic press, New York, London. pp 27-74
- Belwood JJ, Fullard JH (1984) Echolocation and foraging behaviour in the Hawaiian hoary bat, *Lasiurus cinereus semotus*. *Can J Zool* 62:2113-2120
- Beuter KJ (1980) A new concept of echo evaluation in the auditory system of bats. In: Busnel RG, Fish JF (eds) *Animal Sonar Systems*. Plenum Press, New York pp 747-761
- Black HL (1972) Differential Exploitation of Moths by the Bats *Eptesicus fuscus* and *Lasiurus cinereus*. *J Mammal* 53(3):598-601
- Black HL (1974) A north temperate bat community. Structure and prey populations. *J Mammal* 55:138-157
- Bradbury JW (1970) Target Discrimination by the Echolocating Bat *Vampyrus spectrum*. *J Exp Zool* 173:23-46
- Bradbury JW, Emmons (1974) Social organisation of some Trinidad bats. I. Emballonuridae. *Z Tierpsychol* 36:137-183
- Brenowitz EA (1986) Environmental Influences on Acoustic and Electric Animal Communication. *Brain Behav Evol* 28:32-42
- Brigham RM, Cebek JE, Hickey MBC (1989) Intraspecific Variation in the Echolocation Calls of two Species of Insectivorous Bats. *J Mammal* (in press)
- Brown PE (1976) Vocal Communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. *Z Tierpsychol* 41:34-54
- Brown PE, Brown TW, Grinnell AD (1983) Echolocation, development, and vocal communication in the lesser Bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behav Ecol Sociobiol* 13:287-298
- Buchler ER (1980) The development of flight, foraging and echolocation in the little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Behav Ecol Sociobiol* 6:211-218

- Buchler ER, Childs SB (1981) Orientation to distant sound by foraging Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*). Anim Behav 29:428-432
- Buchler ER, Childs SB (1982) Use of Post-sunset Glow as an orientation Cue by Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*). J Mammal 63(2):243-247
- Busnel RG, Fish JF (eds) (1980) Animal Sonar Systems. Plenum Press, New York, London
- Cahlander DA (1967) Theories of sonar systems and their application to biological organisms. Discussion of Batteau's paper. In: Animal Sonar Systems II, Jouy-en-Josas pp 1052-1081
- Carlile S, Pettigrew AG (1987) Directional properties of the auditory periphery in the guinea pig. Hearing Research 31:111-122
- Cheney DL, Seyfarth RM (1980) Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. Anim Behav 28:362-367
- Dalland JH (1965) Hearing Sensitivity in Bats. Science Vol.150:1185-1186
- Davis WH, Lidicker WZ (1956) Winter range of the red bat *Lasiurus borealis*. J Mammal 37(2):280-281
- Downing SC, Baldwin DH (1961) Sharp-Skinned Hawk preys on Red Bat. J Mammal 42(4):540
- Easterla DA, Whitaker JO Jr (1972) Food Habits of some Bats from Big Bend National Park, Texas. J Mammal 53(4):887-890
- Elwell AS (1962) Blue jay preys on young bats J Mammal 43(3):434
- Fattu JM, Suthers A (1981) Subglottic Pressure and the Control of Phonation by the Echolocating Bat, *Eptesicus fuscus*. J Comp Physiol 143:465-475
- Fenton MB (1972) Echolocation, Insect Hearing and Feeding Ecology of Insectivorous Bats. In: Ecology of Bats. Kunz TH ed., Plenum Press, New York, London pp 261-285
- Fenton MB (1975) Observation on the Biology of some Rhodesian Bats, Including a Key to the Chiroptera of Rhodesia. Life Sci Contrib ROM 104:1-27
- Fenton MB (1977) Variation in the social calls of little brown bats (*Myotis lucifugus*). Can J Zool 55:1151-1157
- Fenton MB (1982) Echolocation calls and Patterns of Hunting and Habitat use of Bats (Microchiroptera) from Chillagoe, North Queensland (Australia). Aust J Zool 30:417-425
- Fenton MB (1985) Communication in the Chiroptera. Indiana University Press, Bloomington
- Fenton MB (1986) *Hipposideros caffer* in Zimbabwe: Morphology and echolocation calls. J Zool Lond 210:347-353
- Fenton MB, Bell GP (1979) Echolocation and feeding behaviour in four species of *Myotis*. Can J Zool 57:1271-1277
- Fenton MB, Bell GP (1981) Recognition of species of insectivorous Bats by their echolocation calls. J Mammal 62(2):233-243
- Fenton MB, Gaudet CL, Leonard ML (1983) Feeding behaviour of the bats *Nycteris grandis* and *Nycteris thebaica* (Nycteridae) in captivity. J Zool Lond 200:347-354
- Fenton MB, Morris GK (1976) Opportunistic feeding by desert bats (*Myotis* spp.) Can J Zool 54:526-530
- Fiedler J (1979) Prey Catching with and without Echolocation in the Indian False Vamire (*Megaderma lyra*). Behav Ecol Sociobiol 6:155-160
- Frenchell Bv, Barclay RMR (1987) Bat activity over calm and turbulent water. Can J Zool 65:219-222

- Fullard JH (1984) Acoustic relationship between tympanate moths and the Hawaiian hoary bat (*Lasiurus cinereus semotus*). J Comp Physiol A 155:795-801
- Fullard JH, Fenton MB, Furlonger CL (1983) Sensory relationship between moths and bats sampled from two Nearctic sites. Can J Zool 61:1752-1757
- Gelfand DL, McCracken GF (1986) Individual variation in the isolation calls of Mexican free-tailed bat pups (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Anim Behav 34:1078-1086
- Glaser W (1974) Zur These des Optimalempfanges bei der Fledermausortung. J Comp Physiol 94:227-248
- Goedeking P (1983) A minicomputer-aided method for the detection of features from vocalizations of the cotton-top tamarin. Z Tierpsychol 62:321-328
- Goehring HH (1972) Twenty-year study of *Eptesicus fuscus* in Minnesota. J Mammal 53(1):201-7
- Gould E (1971) Studies of maternal-infant communication and development of vocalizations in the bats *Myotis* and *Eptesicus*. Commun Behav Biol 5:263-313
- Griffin DR (1958) Listening in the dark. Yale University Press
- Griffin DR (1971) The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). Anim Behav 19:55-61
- Griffin DR, McCue JJG, Grinnell AD (1963) The Resistance of Bats to Jamming. J Exp Zool 152:229-251
- Griffin DR, Novick A (1955) Acoustic orientation of neotropical bats. J Exp Zool 130:251-300
- Griffin DR, Thompson D (1982) High altitude echolocation of insects by bats. Behav Ecol Sociobiol 10:303-306
- Griffin DR, Webster FA, Michael CR (1960) The echolocation of flying insects by bats. Anim Behav 8:141-154
- Grinnell AD (1963) The neurophysiology of audition in bats. Resistance to interference J Physiol 167:114-127
- Guppy A, Coles RB (1988) Acoustical and neural aspects of hearing in the Australian gleaning bats, *Macroderma gigas* and *Nyctophilus gouldi*. J Comp Physiol A 162:653-668
- Gustafson Y, Schnitzler H-U (1979) Echolocation and obstacle avoidance in the hipposiderid bat, *Asselia tridens*. J Comp Physiol 131:161-167
- Habersetzer J (1981) Adaptive Echolocation Sounds in the Bat *Rhinopoma hardwickei*. J Comp Physiol 144:559-566
- Habersetzer J, Vogler B (1983) Discrimination of surface-structured targets by the echolocating bat *Myotis myotis* during flight. J Comp Physiol 152:275-282
- Hamilton WJ Jr (1933) The insect food of the big brown bat. J Mammal 14(2):156-56
- Hansen EW (1976) Selective Responding by Recently Separated Juvenile Rhesus Monkeys to the Calls of Their Mothers. Develop Psychobiol 9:83-88
- Hayward BJ, Davis RP (1964) Flight speed in western bats. J Mammal 45(2):236-242
- Hertrich I (1986) Experimentelle Untersuchungen zur individuellen Variabilität der menschlichen Sprechstimme. Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München
- Hickey MBC, Fenton MB (1989) The effect of prey density on the use of space by foraging red bats (*Lasiurus borealis*; Chiroptera: Vespertilionidae). Submitted to Behav Ecol Sociobiol
- Jen PH-S, Chen D (1988) Directionality of sound pressure transformation at the pinna of echolocating bats. Hear Res 34:101-118

- Kalko EKV, Schnitzler H-U (1989) The echolocation and hunting behavior of Daubenton's Bat, *Myotis daubentonii*. Behav Ecol Sociobiol 24:225-238
- Kick SA, Simmons JA (1984) Automatic Gain Control in the Bats Sonar Receiver and the Neuroethology of Echolocation. J Neurosci 4:2705-2737
- Kolb VA (1977) Wie erkennen sich Mutter und Junges des Mausohrs, *Myotis myotis*, bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder?. Z Tierpsychol 44:423-431
- Kunz TH (1973) Resource utilisation: Temporal and Spatial components of Bat activity in central Iowa. J Mammal 54(1):15-32
- LaVal RK, LaVal ML (1979) Notes on Reproduction, Behaviour and Abundance of the Red Bat, *Lasiurus borealis*. J Mammal 60(1):209-212
- Lawrence BD, Simmons JA (1982) Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocating bats. J Acoust Soc Am 71(3):585-590
- Leonard ML, Fenton MB (1982) Habitat use by the spotted bats (*Euderma maculatum*, Chiroptera: Vespertilionidae): roosting and foraging behaviour. Can J Zool 61:1487-1491
- Leonard ML, Fenton MB (1984) Echolocation calls of *Euderma maculatum* (Vespertilionidae): use in Orientation and communication. J Mammal 65(1):122-126
- Long G, Schnitzler H-U (1975) Behavioral Audiograms from the Bat *Rhinolophus ferrumequinum*. J Comp Physiol 100:211-219
- Machmerth HDv, Theiss HG, Schnitzler H-U (1975) Konstruktion eines Luftschallgebers mit konstantem Frequenzgang im Bereich von 15 kHz bis 130 kHz. Acustica 34:81-85
- Marler PR (1977) The Structure of Animal Communication Sounds. In: Bullock TH (ed.), Recognition of complex acoustic signals. Aberkon Verlagsgesellschaft, Berlin
- Matsumura S (1979) Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*). I. Development of vocalization. J Mammal 60:76-84
- Matsumura S (1981) Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in three-week-old infants. J Mammal 62(1):20-28
- Miller LA, Degn HL (1981) The Acoustic Behaviour of Four Species of Vespertilionid Bats Studied in the Field. J Comp Physiol 142:67-74
- Möhres FP (1953) Jugendentwicklung des Orientierungsverhaltens von Fledermäusen. Naturwissenschaften 10:298-299
- Möhres FP (1967) Communicative characters of sonar signals in bats. In: Animal Sonar Systems II, Jouy-en-Josas pp 939-945
- Mohl B (1986) Detection by a pipistrelle bat of normal and reversed replica of its sonar pulses. Acoustica 61:75-82
- Neuweiler G (1970) Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der Grossen Hufeisennase, *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774. Z vergl Physiol 67:273-306
- Neuweiler G (1977) Recognition Mechanisms in Echolocation of Bats. In: Bullock TH (ed.), Recognition of complex acoustic signals. Aberkon Verlagsgesellschaft, Berlin
- Neuweiler G (1980) Ears adapted for detection of motion, or how echolocating bats have exploited the capacities of the mammalian auditory system. J Acoust Soc Am 68(3):741-753

- Neuweiller G, Metzner W, Heilmann U, Rübsamen R, Eckrich M, Costa HH, (1987) Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka. *Behav Ecol Sociobiol* 20:53-67
- Neuweiller G, Möhres FP (1967) Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Grossblatt-Fledermaus *Megaderma lyra*. *Z vergl Physiol* 57:147-171
- Neuweiller G, Singh S, Sripathi K, (1984) Audiograms of a South Indian Bat Community. *J Comp Physiol A* 154:133-142
- Norberg UM (1987) Wing form and flight mode in bats. In: Fenton MB, Racey P, Rayner JMV (eds), *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press pp 43-56
- Novick A (1958) Orientation in neotropical bats. I. Microchiroptera. *J Exp Zool* 138:81-154
- Novick A (1977) Acoustic Orientation. In: Wimsatt WA (ed) *Biology of bats*. Academic Press, New York, San Francisco, London
- Obrist M (1988) Individually recognizable freeflying bats: A new method to record and analyse their echolocation calls. *Myotis* 26:87-95
- Pye JD (1972) Bimodal distribution of constant frequencies in some hipposiderid bats (Mammalia: Hipposideridae). *J Zool Lond* 166:323-335
- Pye JD (1973) Echolocation by constant frequency bats. *Period Biol* 75:21-26
- Pye JD (1978) Some preliminary observations on flexible echolocation systems. *Proc Fourth Int Bat Res Conf*
- Pye JD (1980) Echolocation signals and echoes in air. In: Busnel RG, Fish JF (eds.) *Animal Sonar Systems*. Plenum Press, New York, 309-354
- Ross A (1961) Notes on food habits of bats. *J Mammal* 42(1):66-71
- Roverud CR, Grinnell AD (1985a) Echolocation features processed to provide distance information in the CF/FM bat *Noctilio albiventris*: evidence for a gated time window utilizing both CF and FM components. *J Comp Physiol A* 156:457-469
- Roverud CR, Grinnell AD (1985b) Frequency tracking and Doppler shift compensation in response to an artificial CF/FM echolocation sound in the CF/FM bat *Noctilio albiventris*. *J Comp Physiol A* 156:471-475
- Rübsamen R (1987) Ontogenesis of the echolocation system in the rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi*. *J Comp Physiol A* 161:899-913
- Rübsamen R, Neuweiler G, Sripathi K (1988) Comparative collicular tonotopy in two bat species adapted to movement detection, *Hipposideros speoris* and *Megaderma lyra*. *J Comp Physiol* 163:271-285
- Ryan MJ, Tuttle MD (1987) The role of prey-generated sounds, vision and echolocation in prey localization by the African bat *Cardiaderma cor* (Megadermatidae). *J Comp Physiol A* 161:59-66
- Rydell J (1986) Feeding Territoriality in Female Northern Bats, *Eptesicus nilssonii*. *Ethology* 72:329-337
- Sachs L (1984) *Angewandte Statistik*. Springer Verlag. Berlin Heidelberg New York Tokio
- Schlegel P, Singh S (1983) Unmasking in neurons of the inferior colliculus of *Eptesicus fuscus* with binaural stimulation. *Hearing Research* 10:331-343
- Schmidt S (1988) Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. *Nature* 331:617-619
- Schnitzler H-U (1968) Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera: Rhinolophidae) in verschiedenen Ortungssituationen. *Z vergl Physiol* 57:376-408

- Schnitzler H-U, Grinnell AD (1977) Directional Sensitivity of Echolocation in the Horseshoe Bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. I. Directionality of Sound Emission. *J Comp Physiol* 116:51-61
- Schnitzler H-U, Henson Jr OW (1980) Performance of airborne animal sonar systems. I. Microchiroptera. In: Busnel RG, Fish JF (eds.), *Animal Sonar Systems*. Plenum Press, New York, London, pp:109-181
- Schnitzler H-U, Kalko E, Miller E, Surlykke A (1987) The echolocation and hunting behavior of the bat, *Pipistrellus kuhlii*. *J Comp Physiol A* 161:267-274
- Schnitzler H-U, Menne D, Kober R, Heblich K (1983) IV.2. The acoustical Image of fluttering Insects in Echolocating Bats. *Neuroethology and Behavioural Physiology* (Huber F, Markl H eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. pp235-249
- Schuller G Pollak G (1979) Disproportionate Frequency Representation in the Inferior Colliculus of Doppler-Compensating Greater Horseshoe Bats: Evidence for an Acoustic Fovea. *J Comp Physiol* 132:47-54
- Schumm A (1988) Echoortungsoptimierung bei *Myotis emarginatus*: Die Anpassung der Ultraschalllaute an verschiedene Jagdhabitate und -strategien. Diplomarbeit in der Fakultät für Biologie. Ludwig-Maximilians-Universität München
- Shimozawa T, Suga N, Hendler P, Schuetze S (1974) Directional sensitivity of echolocation system in bats producing frequency-modulated signals. *J Exp Biol* 60:53-69
- Shump KA, Shump AU (1982a) *Lasiurus borealis*. Mammalian Species No. 183. American Society of Mammologists
- Shump KA, Shump AU (1982b) *Lasiurus cinereus*. Mammalian Species No. 185. American Society of Mammologists
- Sieber OJ (1986) Acoustic recognition between mother and cubs in racoons (*Procyon lotor*). *Behavior* 96:130-163
- Simmons JA (1969) Acoustic Radiation Patterns for the Echolocating Bats *Chilonycteris rubiginosa* and *Eptesicus fuscus*. *J Acoust Soc Am* 46:1054-1056
- Simmons JA (1973) The resolution of target range by echolocating bats. *J Acoust Soc Am* 54:157-173
- Simmons JA, Altes RA, Beuter KJ, Bullock TH, et al. (1977) Localization and identification of acoustic signals, with reference to echolocation. In: Bullock TH (ed.), *Recognition of complex acoustic signals*. Aberkon Verlagsgesellschaft, Berlin
- Simmons JA, Fenton MB, Ferguson WR, Jutting M, Palin J (1979a) Apparatus for Research on Animal Ultrasonic Signals. Life science misc publ Royal Ontario Museum
- Simmons JA, Fenton MB, O'Farrell MJ (1979b) Echolocation and Pursuit of Prey by Bats. *Science* 203:16-21
- Simmons JA, Howell DJ, Suga N (1975) Information Content of Bat Sonar Echoes. *Am Sci* 63:204-215
- Simmons JA, Kick SA, Moffat AJM, Masters WM, Kon D (1988) Clutter interference along the target range axis in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J Acoust Soc Am* 84(2):551-559
- Simmons JA, Lavender WA, Lavender BA, Childs JE, Hulebak K, Rigden MR, Sherman J, Woolman B, O'Farrell MJO (1978) Echolocation by free-tailed bats (*Tadarida*). *J Comp Physiol* 125:291-299

- Simmons JA, Lavender WA, Lavender BA (1976) Adaptation of Echolocation to Environmental Noise by the Bat *Eptesicus fuscus*. Proc fourth int Bat res conf, Kenya nat acad advancement of Arts and Science
- Simmons JA, O'Farrell MJ (1977) Echolocation in the long-eared bat, *Plecotus phyllotis*. J Comp Physiol 122:201-214
- Simmons JA, Stein RA (1980) Acoustic Imaging in Bat Sonar: Echolocation Signals and the Evolution of Echolocation. J Comp Physiol 135:61-84
- Sum YM, Menne D (1988) Discrimination of fluttering targets by the FM-bat *Pipistrellus stenopterus*? J Comp Physiol A 163:249-354
- Suthers RA (1965) Acoustic orientation by fish-catching bats. J Exp Zool 158:319-348
- Suthers RA, Fattu JM (1973) Fishing behaviour and acoustic orientation by the bat *Noctilio labialis*. Anim Behav 21:61-66
- Thomas DW, Bell GP, Fenton MB (1987) Variation in echolocation call frequencies recorded from north american vespertilionid bats: a cautionary note. J Mammal 68(4):842-847
- Troest N, Mohl B (1986) The detection of phantom targets in noise by serotine bats; negative evidence for the coherent receiver. J Comp Physiol A 159:559-567
- Turner D, Shaugnessy A, Gould E (1972) Individual Recognition Between Mother and Infant Bats. In: Galler SR et al. (eds.). Animal Orientation and Navigation. National Aeronautics and Space Administration, NASA SP-262, Washington, D.C. pp365-371
- Tuttle MD (1974) An improved trap for bats. J Mammal 55:475-477
- Van Zyll de Jong CG (1985) Handbook of Canadian Mammals. Vol. 2 Bats. Nat Mus Nat Sci, Nat Mus Canada
- Vogler B, Neuweiler G (1983) Echolocation in the noctule (*Nyctalus noctula*) and horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). J Comp Physiol 152:421-432
- Von der Emde G, Menne D (1989) Discrimination of insect wingbeat-frequencies by the bat *Rhinolophus ferrumequinum*. J Comp Physiol A 164:663-671
- Von der Emde G, Schnitzler H-U (1986) Fluttering target detection in Hipposiderid bats J Comp Physiol A 159:765-772
- Watkins LC (1977) *Euderma maculatum*. Mammalian Species No 77. American Society of Mammologists
- Watson A (1970) Electronic aids to the identification of bats in flight and their study under natural conditions. Proc 2nd International Bat Research Conference. Bijdragen tot de Dierkunde 40/1:99-102
- Webster FA, et al. (1965) Experimental studies on target detection, evaluation and interception by echolocating bats. Sensory Systems Laboratory, Tucson, Arizona
- Weid R, Helversen Ov (1987) Ortungsrufe europäischer Fledermäuse beim Jagdflug im Freiland. Myotis 25:5-27
- Whitaker JO Jr (1972) Food habits of bats from Indiana. Can J Zool 50:877-883
- Woodside DP, Taylor KJ (1985) Echolocation calls of fourteen bats from eastern New South Wales. Aust Mammol 8:279-297
- Woodsworth GC, Bell G, Fenton MB (1981) Observation of the echolocation, feeding behaviour and habitat use of *Euderma maculatum* (Chiroptera: Vespertilionidae) in southcentral British Columbia. Can J Zool 59(6):1099-1102

- Zbinden K (1987) Echolocation call design by european bats: field observations on the flexibility of the acoustic behaviour of Noctules (*Nyctalus noctula*). Fourth European Bat Research Symposium Prag Abstracts
- Zingg PE (1988) Search calls of echolocating *Nyctalus leisleri* and *Pipistrellus savii* (Mammalia: Chiroptera) recorded in Switzerland. Z Säugetierkunde 55:281-295
- Zwicker E, Zollner M (1984) Elektroakustik. Springer Verlag. Berlin Heidelberg New York Tokio

Lebenslauf

19. August	1958	Geboren in Zürich als Sohn des Karl Obrist von Baden und der Helene Obrist, geborene Joos, von Niederurnen. Heimatorte sind Baden und Riniken.	
1965	-	1970	Besuch der Primarschule in Aarau
1970	-	1974	Besuch der Bezirksschule in Aarau
1974	-	1978	Besuch Gymnasiums in Aarau
Frühjahr	1978	Abschluss mit Matura Typ B (Latein)	
Sommer	1978	Absolvierung der Rekrutenschule	
Herbst	1978	Immatrikulation an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich zum Biologiestudium.	
14. Juli	1983	Abschluss des Studiums mit dem Diplom in Zoologie, ausgeführt unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner.	
1.11.1983 - 28.2.1984		Praktikum in der Forschungsabteilung für Neuropsychopharmaka der Firma F. Hoffmann-La Roche & Co. in Basel.	
Frühling/Sommer	1984	Organisation und Durchführung eines Freilandverhaltensversuches mit Bienen im Auftrag von Prof. Wehner.	
Herbst/Winter	1984	- Besuch pädagogisch-didaktischer Vorlesungen und Kurse an der Universität Zürich. Anstellung als Lehrbeauftragter für Biologie am Real- und Oberschullehrergymnasium, Zürich. - Vorbereitungen für die Doktorarbeit an der Universität München unter der Leitung von Prof. Dr. G. Neuweiler.	
Mai - November	1985	Aufnahme von Daten für die Doktorarbeit in Kanada, in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. M. B. Fenton, damals Carleton University, Ottawa.	
Winter	1985/86	Erste Auswertungen und Methodenverbesserungen in München.	
April - Oktober	1986	2. Aufnahmeperiode in Kanada bei Prof. Dr. M. B. Fenton, neu York University, Toronto.	
Winter	1986/87	Auswertung und Entwicklung einer automatisierten Analysemethode in München.	
Sommer	1987	Zusätzliche Lautaufnahmen in Bayern; Datenauswertung.	
November	1987	Forschungsexpedition mit Prof. M. B. Fenton im Mana Pools National Park, Zimbabwe.	
März 1989		Vermählung mit Christa Maria Bösch von Zürich.	
Mai 1989		Abschluss der Promotionsarbeit.	

